



ΕΘΝΙΚΟ ΜΕΤΣΟΒΙΟ ΠΟΛΥΤΕΧΝΕΙΟ

**ΣΧΟΛΗ ΕΦΑΡΜΟΣΜΕΝΩΝ ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΩΝ ΚΑΙ
ΦΥΣΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ**

ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΩΝΤΩΝ
ΠΛΗΘΥΣΜΙΑΚΩΝ ΠΡΟΤΥΠΩΝ**

ΔΕΤΣΗ ANNA

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ: ΤΖΑΝΕΤΗΣ ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ

ΑΘΗΝΑ 2011

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

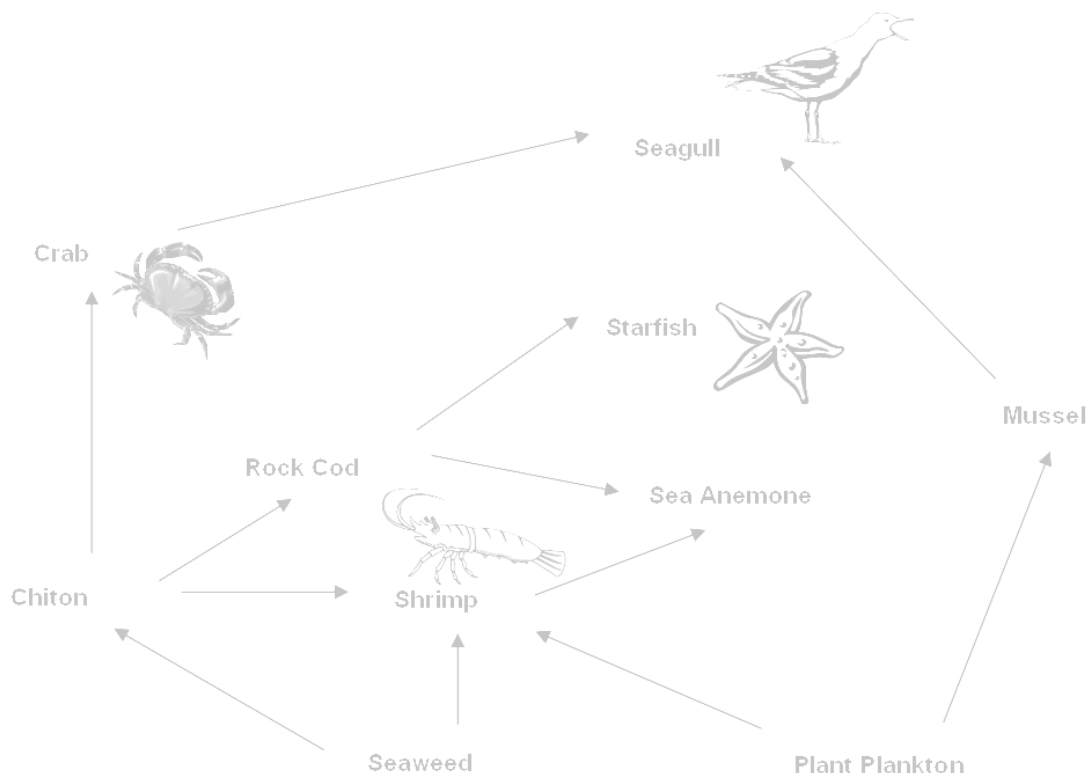
Πριν ο αναγνώστης ξεκινήσει την μελέτη της παρούσας εργασίας, κρίνω σκόπιμο να αναφέρω και να ευχαριστήσω όλους όσους με βοήθησαν στην ολοκλήρωσή της. Θα ήθελα λοιπόν να ευχαριστήσω θερμά τον Καθηγητή Δημήτριο Τζανετή για την πολύτιμη συμπαράσταση, βοήθεια και υποστήριξή του στην εκπόνηση της διπλωματικής μου εργασίας. Τα εύστοχα σχόλια του καθ' όλη τη διάρκεια της μελέτης μου, με βοήθησαν όποτε το είχα ανάγκη. Επιπλέον ευχαριστώ θερμά την Καθηγήτρια Κυριακή Κυριάκη όπως επίσης και τον Επίκουρο Καθηγητή Δρόσο Γκιντίδη για το ενδιαφέρον που έδειξαν κατά τη διάρκεια των προπτυχιακών μου σπουδών. Επίσης, ευχαριστώ τον Διδάκτορα Δημήτριο Πολιτικό για τη βοήθειά του. Τέλος, θα ήθελα να ευχαριστήσω την οικογένειά μου, που πάντα μου στάθηκε και ελπίζω να συνεχίσει να στέκεται δίπλα μου σε όλες τις ευχάριστες ή δυσάρεστες στιγμές της ζωής μου βοηθώντας με να πραγματοποιώ τα όνειρά μου.

Τριμελής επιτροπή:

1. Δ. Τζανετής, Καθηγητής (Επιβλέπων)
2. Κ. Κυριάκη, Καθηγήτρια
3. Δ. Γκιντίδης, Επίκ. Καθηγητής

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Στην εργασία αυτή χρησιμοποιούμε τη μαθηματική προτυποποίηση ή μοντελοποίηση (mathematical modeling) για την περιγραφή και την ανάλυση πληθυσμιακών μοντέλων δύο, τριών ή περισσότερων ειδών. Στο κεφάλαιο 1 γίνεται μία εισαγωγή στις βασικές μαθηματικές έννοιες που θα χρειαστούμε στη συνέχεια και που είναι πολύ σημαντικές και αναγκαίες για τη μελέτη των μαθηματικών μοντέλων που θα κατασκευάσουμε. Στο κεφάλαιο 2 παρουσιάζονται μοντέλα αλληλεπιδρώντων πληθυσμών διαφόρων τύπων, όπως ανταγωνιστικά μοντέλα δύο ειδών, μοντέλο θηρευτής – θήραμα, μοντέλα συμβίωσης δύο ειδών, καθώς επίσης γίνεται και μελέτη για την ευστάθεια αυτών των μοντέλων. Τέλος δίνεται μία γενίκευση για μοντέλα με περισσότερα από δύο είδη. Στο κεφάλαιο 3 μελετάμε την αποκοπή τμήματος πληθυσμού για όλες τις περιπτώσεις μοντέλων του προηγούμενου κεφαλαίου καθώς επίσης και μελέτη δύο περιπτώσεων αποκοπής. Επίσης γίνεται μία μικρή μελέτη των οικονομικών επιπτώσεων της εφαρμογής της μεθόδου αποκοπής τμήματος πληθυσμού. Στο κεφάλαιο 4 , γίνεται αναφορά σε συμβιωτικά μοντέλα τριών ειδών όπως επίσης και αναλυτική μελέτη του μοντέλου «θηρευτής – θήραμα – τρίτο είδος που συμβιώνει με το θήραμα» και του μοντέλου «δύο ειδών σε ανταγωνισμό και τρίτου είδους που συμβιώνει με ένα από τα δύο». Τέλος, μελετώνται και ειδικές περιπτώσεις αυτών των δύο μοντέλων.



ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1. Βασικές έννοιες.....	5
1.1. Ευστάθεια: μερικά εισαγωγικά.....	5
1.2. Ευστάθεια γραμμικών συστημάτων.....	6
2. Μοντέλα αλληλεπιδρώντων πληθυσμών.....	10
2.1. Εξισώσεις Lotka – Volterra.....	10
2.2. Σημεία ισορροπίας και γραμμικοποίηση.....	11
2.3. Περιοδικές λύσεις και οριακοί κύκλοι.....	15
2.4. Το παράδειγμα του «ενυδρείου» (chemostat).....	18
2.5. Ανταγωνιστικά είδη.....	20
2.6. Μοντέλο θηρευτής – θήραμα.....	23
2.7. Συμβίωση δύο ειδών.....	28
2.8. Μελέτη συστημάτων με περισσότερα από δύο είδη.....	29
3. Αποκοπή τμήματος πληθυσμού (harvesting).....	34
3.1. Δύο λόγια για την αποκοπή τμήματος πληθυσμού.....	34
3.2. Αποκοπή τμήματος πληθυσμού για δύο είδη σε ανταγωνισμό.....	34
3.3. Αποκοπή τμήματος πληθυσμού για συστήματα θηρευτή – θηράματος.....	36
3.4. Διακοπτόμενη αποκοπή τμήματος πληθυσμού.....	39
3.5. Η οικονομική όψη της αποκοπής τμήματος πληθυσμού.....	41
4. Συμβιωτικά συστήματα τριών ειδών.....	44
4.1. Εισαγωγή.....	44
4.2. Παραδείγματα συμβίωσης για περισσότερα από δύο είδη.....	44
4.3. Ορισμός των μοντέλων.....	45
4.4. Μοντέλο 1: Θηρευτής - Θήραμα συμβιωτής – Τρίτο είδος που συμβιώνει με το θήραμα.....	48
4.5. Μοντέλο 1: Μία ειδική περίπτωση.....	53
4.6. Μοντέλο 2: Ανταγωνιστής – Ανταγωνιστής συμβιωτής – Τρίτο είδος που συμβιώνει με το δεύτερο.....	54
4.7. Μοντέλο 2: Ειδικές περιπτώσεις.....	58
Παράρτημα.....	65
Βιβλιογραφία.....	70
Ευρετήριο.....	71

Κεφάλαιο 1^ο Βασικές έννοιες

Πηγές μας σε αυτό το κεφάλαιο αποτελούν τα συγγράμματα [1], [2], [3].
Τα σχήματα του κεφαλαίου προέρχονται από το [2].

1.1 Ευστάθεια μερικά εισαγωγικά

Έστω το διαφορικό σύστημα της μορφής:

$$x'(t) = f(t, x) \quad (1),$$

όπου η $f(t, x)$ είναι ορισμένη, συνεχής και με συνεχείς μερικές παραγώγους σ' ένα πεδίο $\Omega = \{(t, x) : t \in J, x \in D\} \subset \mathbb{R}^{n+1}$, όπου $J \subset \mathbb{R}$ και $D \subset \mathbb{R}^n$. Με αυτές τις προϋποθέσεις γνωρίζουμε ότι για κάθε σημείο $(t_0, x^0) \in \Omega$ υπάρχει ένα διάστημα $(t_0 - \varepsilon, t_0 + \varepsilon) \subset J$, στο οποίο το σύστημα (1) δέχεται μοναδική λύση $x(t, t_0, x^0)$ η οποία εξαρτάται από το (t_0, x^0) και ισχύει $x(t_0, t_0, x^0) = x^0$. Επίσης, χρησιμοποιείται και ο συμβολισμός $x(t; t_0, x^0)$ ή $x(t, t_0; x^0)$. Δύο ειδών δυσκολίες ανακύπτουν σε αυτό το σημείο: η μία αφορά την περίπτωση κατά την οποία η εύρεση της λύσης είναι πολύ δύσκολη ή και αδύνατη και η δεύτερη αφορά εξισώσεις που να μην η λύση τους υπολογίζεται αλλά η μορφή της είναι αρκετά σύνθετη και δεν προσφέρεται για περαιτέρω μελέτη. Έτσι διαμορφώθηκε μια νέα θεωρία. Η γεωμετρική θεωρία ή θεωρία ευστάθειας για τη μελέτη των διαφορικών εξισώσεων (δ.ε.) χωρίς τη χρήση ή γνώση των λύσεών τους.

Ορισμός 1.1.1

Όταν το διανυσματικό πεδίο μια εξίσωσης ή ενός συστήματος εξισώσεων δεν εξαρτάται από το χρόνο, δηλαδή:

$$\left. \begin{aligned} f(t, x) &\equiv f(x) \\ x'(t) &= f(x) \end{aligned} \right\} (2),$$

όπου $t \in J \subset \mathbb{R}$, $x \in D$, $D \subset \mathbb{R}^n$, $n = 1, 2, 3, \dots$ και $f \in C^1(D)$ τότε το σύστημα ονομάζεται *αυτόνομο*.

Θεώρημα 1.1.1

Για όλα τα $t, t_0 \in \mathbb{R}$ και $x^0 \in D$ για τα οποία υπάρχει λύση της (2) $x(t, t_0, x^0)$ ισχύει $x(t, t_0, x^0) = x(t - t_0, 0, x^0)$.

Το συμπέρασμα από αυτό το θεώρημα είναι ότι σε αυτόνομα συστήματα ο αρχικός χρόνος t_0 δεν έχει καμία ιδιαίτερη σημασία γι' αυτό και μπορούμε να θεωρήσουμε ότι $t_0 = 0$.

Όταν ένα διανυσματικό πεδίο είναι αυτόνομο τότε η μελέτη της (2) μπορεί να γίνει στο πεδίο D n -διαστάσεων και όχι στο χώρο λύσεων $(n+1)$ -διαστάσεων. Επίσης, βάση του παραπάνω θεωρήματος οι λύσεις $\{x(t, t_0, x^0), y(t, t_0, y^0)\}$

και $\{x(t, 0, x^0), y(t, 0, y^0)\}$ ενός συστήματος δύο διαφορικών εξισώσεων παριστάνονται από την ίδια καμπύλη C του D και διαφέρουν μόνο κατά τη φάση t_0 . Γενικότερα για κάθε σταθερά $a \in \mathbb{R}$ η $\{x(t, a, x^0), y(t, a, y^0)\}$ παριστάνεται από την ίδια καμπύλη C .

Ορισμός 1.1.2

Μία τέτοια καμπύλη C ονομάζεται *τροχιά*. Το σύνολο των τροχιών ενός συστήματος αποτελεί την *εικόνα ή το χώρο φάσεων* αυτού. Η γραφική παράσταση της λύσης ονομάζεται *διαδρομή ή ολοκληρωτική καμπύλη*.

Ορισμός 1.1.3

Ένα σημείο x_0 για το οποίο ισχύει $f(x_0) = 0$ ονομάζεται *κρίσιμο σημείο ή σημείο ισορροπίας ή στάσιμο σημείο του (2)*.

Τα κρίσιμα σημεία δεν έχουν μεγάλη σημασία μόνο γιατί είναι λύσεις της (2) αλλά και γιατί η γεωμετρική συμπεριφορά των τροχιών καθορίζεται σε μεγάλο βαθμό από τη φύση και τη θέση αυτών. Έτσι, α) από κάθε σημείο x_0 του χώρου φάσεων περνά μοναδική τροχιά, β) τροχιά που ξεκινάει από ένα σημείο που δεν είναι κρίσιμο δεν μπορεί να φτάσει σε ένα κρίσιμο σε πεπερασμένο χρόνο και γ) τροχιά που περνά από ένα μη κρίσιμο σημείο, μια τουλάχιστον φορά, δεν μπορεί να ξαναπεράσει εκτός και αν η τροχιά είναι κλειστή (περιοδική λύση). Από τα παραπάνω, συμπεραίνουμε ότι για μία τροχιά υπάρχουν οι παρακάτω δυνατότητες: α) να είναι κρίσιμο σημείο, β) να πλησιάζει ένα κρίσιμο σημείο καθώς $t \rightarrow \infty$, γ) να κινείται σε κλειστή καμπύλη (περιοδική λύση), δ) να πλησιάζει μια κλειστή τροχιά ή ε) να τείνει στο άπειρο καθώς $t \rightarrow \infty$.

1.2 Ευστάθεια γραμμικών συστημάτων

Ορισμός 1.2.1 (ευστάθεια κατά Liapunov)

Έστω x_0 ένα κρίσιμο σημείο του αυτόνομου συστήματος $x' = f(x)$. Τότε το x_0 ονομάζεται

α) *ευσταθές*, αν $\forall \varepsilon > 0 \exists \delta = \delta(\varepsilon) : |x(0) - x_0| < \delta \Rightarrow |x(t) - x_0| < \varepsilon, \quad \forall t \geq 0$,

β) *ασυμπτωτικά ευσταθές*, αν είναι ευσταθές και επιπλέον $\lim_{t \rightarrow \infty} |x(t) - x_0| = 0$,

γ) *ασταθές*, αν δεν είναι ευσταθές.

Ας θεωρήσουμε τώρα το σύστημα $x'(t) = Ax(t), t \in \mathbb{R}$ όπου A είναι ο πίνακας σταθερών συντελεστών $n \times n$ με $|A| \neq 0$. Είναι φανερό ότι το $x_0 = 0$ είναι κρίσιμο σημείο του συστήματος.

Θεώρημα 1.2.1

Το κρίσιμο σημείο $x_0 = 0$ είναι:

α) *ασυμπτωτικά ευσταθές*, αν τα πραγματικά μέρη των ιδιοτιμών του A είναι όλα αρνητικά

β) ευσταθής, αν ο A έχει ένα τουλάχιστον ζεύγος φανταστικών ιδιοτιμών πολλαπλότητας 1 και για τις υπόλοιπες ιδιοτιμές ισχύει ότι και στην περίπτωση (α)
 γ) ασταθής, σε όλες τις άλλες περιπτώσεις.

Πρόταση 1.2.1

Έστω ένας πραγματικός πίνακας A τύπου 2×2 . Τότε υπάρχει ένας πίνακας M , με $|M| \neq 0$ τέτοιος ώστε ο πίνακας $J = M^{-1}AM$ να είναι ένας από τους παρακάτω:

$$\alpha) \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \quad \beta) \begin{pmatrix} \lambda_0 & 0 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix} \quad \gamma) \begin{pmatrix} \lambda_0 & 1 \\ 0 & \lambda_0 \end{pmatrix} \quad \delta) \begin{pmatrix} \alpha & -\beta \\ \beta & \alpha \end{pmatrix}$$

όπου $\lambda_0, \lambda_1, \lambda_2, \alpha, \beta$ πραγματικοί αριθμοί, $\beta > 0$ και $\lambda_1 \neq \lambda_2$.

Από την παραπάνω πρόταση προκύπτει ότι κάθε 2×2 σύστημα της μορφής:

$$x' = Ax \quad (3),$$

μπορεί με τη βοήθεια της σχέσης:

$$x = My \quad (4),$$

να μετασχηματιστεί σε ένα ισοδύναμο κανονικό σύστημα:

$$y' = Jy \quad (5).$$

Άρα η λύση του (3) μπορεί να βρεθεί με την επίλυση του (5) μέσω του μετασχηματισμού (4).

Στη συνέχεια θα μελετήσουμε την ασυμπτωτική συμπεριφορά των λύσεων του συστήματος $x' = Ax$ στο επίπεδο (εικόνες φάσεων στο επίπεδο) κοντά σε μεμονωμένα κρίσιμα σημεία, η οποία παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον.

Έστω το σύστημα:

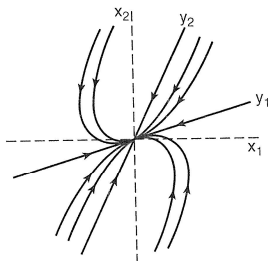
$$x' = ax + by, \quad y' = cx + dy \quad \text{ή αλλιώς} \quad \mathbf{x}' = A\mathbf{x} \quad (6),$$

$$\text{με } \mathbf{x} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \quad \mathbf{x}' = \begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix}, \quad A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}.$$

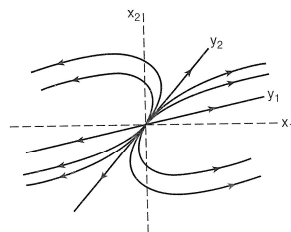
Τα σημεία ισορροπίας προκύπτουν από τη λύση του συστήματος $ax + by = 0$ και $cx + dy = 0$. Όταν $ad - bc = 0$ (δηλαδή $\det A = 0$) υπάρχουν άπειρα μη μεμονωμένα σημεία ισορροπίας. Η περίπτωση αυτή δεν είναι ενδιαφέρουσα γιατί από το σύστημα (6) προκύπτει ότι υπάρχουν σταθερές q και r τέτοιες ώστε $qx' + ry' = 0 \Rightarrow qx + ry = C$. Έτσι, οι μόνες μη εκφυλισμένες τροχιές που προκύπτουν από το (6) είναι ευθείες παράλληλες μεταξύ τους. Ας θεωρήσουμε τώρα ότι $ad - bc \neq 0$ ($\det A \neq 0$). Σε αυτή την περίπτωση υπάρχει ακριβώς ένα σημείο ισορροπίας, το $(0,0)$. Επειδή το χαρακτηριστικό πολυώνυμο του συστήματος είναι $p(\lambda) = \lambda^2 - \lambda(a+d) + (ad - bc)$ οι ιδιοτιμές λ_1, λ_2 του αντίστοιχου πίνακα δεν είναι μηδέν. Διακρίνουμε τις ακόλουθες περιπτώσεις:

(Αξίζει να σημειωθεί ότι το κέντρο είναι η μοναδική μη τετριμμένη περιοδική συμπεριφορά που συναντούμε στα γραμμικά συστήματα.)

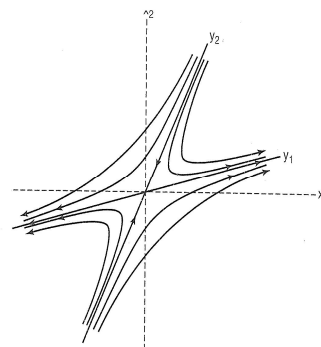
Ιδιότητες	Είδος κρίσιμου σημείου	Είδος ευστάθειας
$\lambda_2 < \lambda_1 < 0$	κόμβος	ασυμπτωτικά ευσταθής
$\lambda_1 > \lambda_2 > 0$	κόμβος	ασταθής
$\lambda_2 < 0 < \lambda_1$	σημείο σάγγατος	ασταθής
$\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_0 < 0^*$	αστεροειδής κόμβος	ασυμπτωτικά ευσταθής
$\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_0 > 0^*$	αστεροειδής κόμβος	ασταθής
$\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_0 < 0^{**}$	νόθος κόμβος	ασυμπτωτικά ευσταθής
$\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_0 > 0^{**}$	νόθος κόμβος	ασταθής
$\lambda_{1,2} = \alpha + \beta i, \beta > 0, \alpha < 0$	εστία ή σπειροειδές σημείο	ασυμπτωτικά ευσταθής
$\lambda_{1,2} = \alpha + \beta i, \beta > 0, \alpha = 0$	κέντρο	ευσταθής
$\lambda_{1,2} = \alpha + \beta i, \beta > 0, \alpha > 0$	εστία ή σπειροειδές σημείο	ασταθής



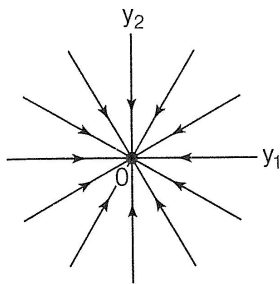
ασυμπτωτικά ευσταθής κόμβος



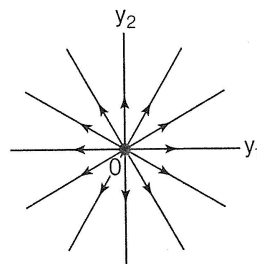
ασταθής κόμβος



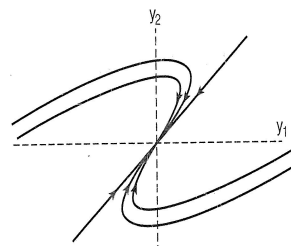
ασταθής σημείο σάγγατος



ασυμπτωτικά ευσταθής
αστεροειδής κόμβος



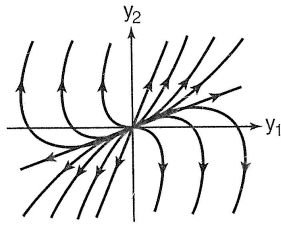
ασταθής αστεροειδής κόμβος



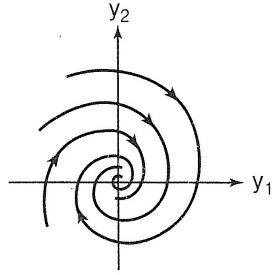
ασυμπτωτικά ευσταθής νόθος κόμβος

* ο J πίνακας είναι διαγώνιος

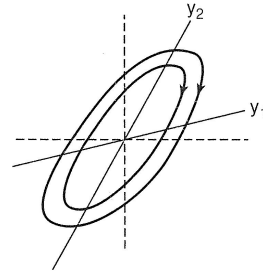
** ο J πίνακας δεν είναι διαγώνιος



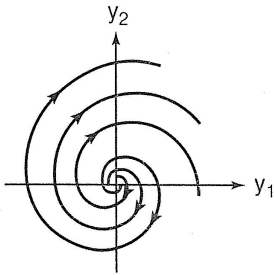
ασταθής νόθος κόμβος



ασυμπτωτικά ευσταθής εστία



ευσταθές κέντρο



ασταθής εστία

Σχήμα 1

Κεφάλαιο 2^ο Μοντέλα αλληλεπιδρώντων πληθυσμών

Πηγές μας σε αυτό το κεφάλαιο αποτελούν τα συγγράμματα [1], [3], [4], [5], [12], [13], [14]. Τα σχήματα του κεφαλαίου προέρχονται από τα [1], [5].

2.1 Εξισώσεις Lotka-Volterra

Τη δεκαετία του 1920 ζητήθηκε από τον Vito Volterra να εξηγήσει μαθηματικά τις διακυμάνσεις που είχαν παρατηρηθεί στον πληθυσμό των ψαριών στην Αδριατική θάλασσα, κάτι που ενδιέφερε πολύ τους ψαράδες ειδικά όταν οι πληθυσμοί ψαριών έφταναν σε πολύ χαμηλά επίπεδα. Το 1926 ο Volterra κατασκεύασε ένα μοντέλο που ονομάστηκε «μοντέλο Lotka –Volterra» (ο A. J. Lotka είχε κατασκευάσει ένα παρόμοιο μοντέλο το 1925) και είναι βασισμένο στην υπόθεση ότι τα ψάρια και οι καρχαρίες είχαν σχέση θηράματος και θηρευτή (prey-predator).

Ακολουθεί η αναλυτική περιγραφή του μοντέλου: ορίζουμε ως $x(t)$ τον αριθμό των ψαριών και ως $y(t)$ τον αριθμό καρχαριών μια δεδομένη χρονική στιγμή t . Θεωρούμε ότι το πλαγκτόν που είναι η τροφή των ψαριών είναι απεριόριστο. Αυτό συνεπάγεται ότι όταν οι καρχαρίες απουσιάζουν το ποσοστό αύξησης του πληθυσμού των ψαριών θα είναι σταθερό. Έτσι, αν δεν υπήρχαν καρχαρίες, ο πληθυσμός των ψαριών θα περιγραφόταν από την εξίσωση $dx/dt = \lambda x$. Από την άλλη, βασική τροφή των καρχαριών είναι τα ψάρια. Αυτό συνεπάγεται ότι αν δεν υπάρχουν ψάρια θα υπάρξει ένα σταθερό ποσοστό θανάτων στον πληθυσμό τους ο οποίος θα περιγράφεται από την εξίσωση $dy/dt = -\mu y$. Καρχαρίες και ψάρια όμως συνυπάρχουν. Έτσι, τα ψάρια προσδίδουν ένα ποσοστό αύξησης στον πληθυσμό των καρχαριών και από την άλλη οι καρχαρίες μειώνουν τον πληθυσμό των ψαριών. Μαθηματικά αυτά φαίνονται από το επόμενο σύστημα:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(\lambda - by) = F(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= y(-\mu + cx) = G(x, y) \end{aligned} \right\} (1).$$

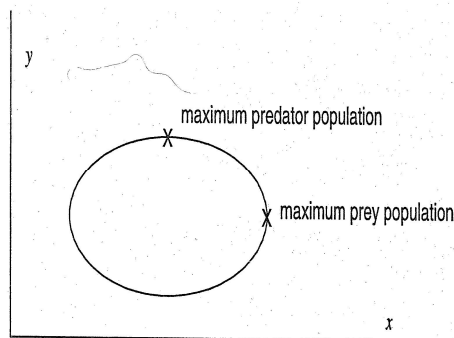
(Κάθε μία από αυτές τις εξισώσεις, λόγω της μορφής της, ονομάζεται λογιστική εξίσωση.) Λύνοντας το με απαλοιφή του t και χωρισμό μεταβλητών καταλήγουμε στην εξίσωση $V(x, y) = -\mu \log x - \lambda \log y + cx + by = h$. Τα κρίσιμα σημεία της βγαίνουν θέτοντας $\partial V / \partial x = 0$, $\partial V / \partial y = 0$ και είναι τα $x = \mu / c = x_\infty$ και $y = \lambda / b = y_\infty$ τα οποία μπορούμε να αντικαταστήσουμε στην $V(x, y) = h_0$.

Καταλαβαίνουμε ότι κάθε τροχιά του συστήματος είναι λοιπόν λύση της $V(x, y) = h$ για τις διάφορες τιμές του h , $h \geq h_0$ όπου το h_0 καθορίζεται από τις αρχικές συνθήκες. Κάνουμε τώρα την αλλαγή μεταβλητής $x = x_\infty + u = \mu / c + u$, $y = y_\infty + v = \lambda / b + v$, αντικαθιστούμε στη $V(x, y)$, και χρησιμοποιώντας την

προσέγγιση $\log(1+x) \approx x - x^2/2$ καταλήγουμε στον τύπο $\frac{c^2}{\mu} u^2 + \frac{b^2}{\lambda} v^2 = h - h_0$ ο

ο οποίος παριστάνει έλλειψη. Αυτό δείχνει ότι οι τροχιές είναι κλειστές καμπύλες γύρω από το σημείο ισορροπίας άρα είναι *περιοδικές* (περισσότερα για τις περιοδικές λύσεις θα δούμε στην παράγραφο 2.3). Από αυτό γίνεται σαφές ότι το μοντέλο Lotka

– Volterra είναι σε θέση να περιγράψει τις διακυμάνσεις που είχαν παρατηρηθεί πειραματικά στους πληθυσμούς των ψαριών.



Σχήμα 2

Παρά την μεγάλη επιτυχία του, το μοντέλο Lotka – Volterra έχει και ελαττώματα. Έτσι, κάθε προσπάθεια εισαγωγής αυτοπεριοριστικών παραγόντων στις δύο λογιστικές εξισώσεις για την τελειοποίηση του μοντέλου οδηγεί σε εντελώς διαφορετικές λύσεις με σπειροειδείς τροχιές οι οποίες πλέον δεν είναι σε συμφωνία με τις παρατηρήσεις που έχουν γίνει πειραματικά.

2.2 Σημεία ισορροπίας και γραμμικοποίηση

Σε αυτή την ενότητα θα αναφέρουμε τα βασικά αποτελέσματα της γραμμικοποίησης για συστήματα δύο διαστάσεων. Τα αποτελέσματα αυτά θα φανούν πολύ χρήσιμα στη μελέτη των διαφόρων μαθηματικών μοντέλων που θα συναντίσουμε παρακάτω. Το κύριο συμπέρασμα είναι ότι η συμπεριφορά των λύσεων κοντά σε ένα σημείο ισορροπίας καθορίζεται από τη συμπεριφορά των λύσεων του γραμμικοποιημένου συστήματος στο σημείο ισορροπίας.

Ας θεωρήσουμε τους πληθυσμούς από δύο αλληλεπιδρώντα είδη $x(t)$ και $y(t)$ αντίστοιχα, με $x(t)$, $y(t)$ συνεχείς διαφορίσιμες συναρτήσεις του t και το μη γραμμικό αυτόνομο σύστημα στο επίπεδο:

$$\left. \begin{array}{l} x' = F(x, y) \\ y' = G(x, y) \end{array} \right\} (2).$$

Ένα σημείο ισορροπίας είναι μία λύση (x_∞, y_∞) των εξισώσεων $F(x_\infty, y_\infty) = 0$ και $G(x_\infty, y_\infty) = 0$ δηλαδή το σημείο ισορροπίας είναι μία λύση του συστήματος διαφορικών εξισώσεων. Κάνοντας τώρα την αλλαγή μεταβλητών $u = x - x_\infty$ και $v = y - y_\infty$ ($\Rightarrow x = x_\infty + u$, $y = y_\infty + v$) προκύπτει το σύστημα:

$$\begin{aligned} u' &= F(x_\infty + u, y_\infty + v), \\ v' &= G(x_\infty + u, y_\infty + v). \end{aligned}$$

Χρησιμοποιώντας το θεώρημα του Taylor για συναρτήσεις δύο μεταβλητών προκύπτει ότι:

$$\begin{aligned} F(x_\infty + u, y_\infty + v) &= F(x_\infty, y_\infty) + F_x(x_\infty, y_\infty)u + F_y(x_\infty, y_\infty)v + h_1(u, v), \\ G(x_\infty + u, y_\infty + v) &= G(x_\infty, y_\infty) + G_x(x_\infty, y_\infty)u + G_y(x_\infty, y_\infty)v + h_2(u, v), \end{aligned}$$

όπου h_1 και h_2 είναι συναρτήσεις που είναι μικρές για μικρές τιμές των u, v δηλαδή

$$\lim_{\substack{u \rightarrow 0 \\ v \rightarrow 0}} \frac{h_1(u, v)}{\sqrt{u^2 + v^2}} = \lim_{\substack{u \rightarrow 0 \\ v \rightarrow 0}} \frac{h_2(u, v)}{\sqrt{u^2 + v^2}} = 0 .$$
 Το σύστημα των διαφορικών εξισώσεων

γραμμικοποιείται αν χρησιμοποιήσουμε το δεδομένο ότι $F(x_\infty, y_\infty) = 0$, $G(x_\infty, y_\infty) = 0$ και αμελώντας τους όρους υψηλότερης τάξης $h_1(u, v)$ και $h_2(u, v)$. Τελικά προκύπτει το διδιάστατο γραμμικό σύστημα:

$$\left. \begin{aligned} u' &= F_x(x_\infty, y_\infty)u + F_y(x_\infty, y_\infty)v \\ v' &= G_x(x_\infty, y_\infty)u + G_y(x_\infty, y_\infty)v \end{aligned} \right\} (3).$$

Ο πίνακας συντελεστών του συστήματος στο σημείο ισορροπίας (x_∞, y_∞) είναι:

$$\begin{pmatrix} F_x(x_\infty, y_\infty) & F_y(x_\infty, y_\infty) \\ G_x(x_\infty, y_\infty) & G_y(x_\infty, y_\infty) \end{pmatrix} .$$
 Συχνά, στις μελέτες αλληλεπιδρώντων πληθυσμών

εμφανίζονται συστήματα της μορφής :

$$x' = xf(x, y),$$

$$y' = yg(x, y),$$

όπου οι συναρτήσεις $f(x, y)$, $g(x, y)$ αντιστοιχούν στα κατά κεφαλήν ποσοστά ανάπτυξής τους. Τότε, ο πίνακας συντελεστών στο σημείο ισορροπίας είναι της

μορφής: $\begin{pmatrix} x_\infty f_x(x_\infty, y_\infty) + f(x_\infty, y_\infty) & x_\infty f_y(x_\infty, y_\infty) \\ y_\infty g_x(x_\infty, y_\infty) & y_\infty g_y(x_\infty, y_\infty) + g(x_\infty, y_\infty) \end{pmatrix}$. Με βάση τον

προηγούμενο πίνακα, υπάρχουν τέσσερα διαφορετικά είδη πιθανών σημείων ισορροπίας:

1. $(0,0)$ με πίνακα συντελεστών $\begin{pmatrix} f(0,0) & 0 \\ 0 & g(0,0) \end{pmatrix}$,
2. $(K,0)$ με $K > 0$, $f(K,0) = 0$ και πίνακα συντελεστών $\begin{pmatrix} Kf_x(K,0) & Kf_y(K,0) \\ 0 & g(K,0) \end{pmatrix}$,
3. $(0,M)$ με $M > 0$, $g(0,M) = 0$ και πίνακα συντελεστών $\begin{pmatrix} f(0,M) & 0 \\ Mg_x(0,M) & Mg_y(0,M) \end{pmatrix}$,
4. (x_∞, y_∞) με $x_\infty > 0$, $y_\infty > 0$, $f(x_\infty, y_\infty) = 0$, $g(x_\infty, y_\infty) = 0$ και πίνακα συντελεστών $\begin{pmatrix} x_\infty f_x(x_\infty, y_\infty) & x_\infty f_y(x_\infty, y_\infty) \\ y_\infty g_x(x_\infty, y_\infty) & y_\infty g_y(x_\infty, y_\infty) \end{pmatrix}$.

Αξίζει να σημειώσουμε εδώ ότι από βιολογικής πλευράς οι τιμές που αντιστοιχούν στους πληθυσμούς πρέπει να είναι μη αρνητικές και έτσι θεωρήσαμε σημεία ισορροπίας που οι συντεταγμένες τους αντιστοιχούν μόνο στο πρώτο τεταρτημόριο του χώρου φάσεων. Η πρώτη περίπτωση αναφέρεται στην εξαφάνιση και των δύο ειδών. Η δεύτερη και η τρίτη μιλούν για επιβίωση μόνο του ενός είδους, ενώ στην τέταρτη έχουμε επιβίωση και των δύο ειδών. Σε αυτή την τελευταία περίπτωση, οι όροι $f_y(x_\infty, y_\infty)$ και $g_x(x_\infty, y_\infty)$ που μπορούν να είναι και μη θετικοί ονομάζονται

όροι αλληλεπίδρασης. Αν και οι δύο όροι είναι αρνητικοί, τότε λέμε ότι τα δύο είδη βρίσκονται σε *ανταγωνισμό*. Αν ο ένας όρος είναι θετικός και ο άλλος αρνητικός τα είδη έχουν σχέση *θηρευτή – θηράματος*. Αν τέλος και οι δύο όροι είναι θετικοί τα είδη έχουν μεταξύ τους μια σχέση *αλληλεπίδρασης και αλληλεξάρτησης*.

Θεώρημα 2.2.1

Αν (x_∞, y_∞) είναι ένα σημείο ισορροπίας του συστήματος (2) και αν όλες οι λύσεις του γραμμικοποιημένου συστήματος (3) στο σημείο ισορροπίας τείνουν στο μηδέν καθώς $t \rightarrow \infty$, τότε το σημείο ισορροπίας είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.

Θεώρημα 2.2.2

- Από το σύστημα (1) λαμβάνουμε το διαταραγμένο σύστημα:

$$\left. \begin{aligned} x' &= F(x, y) + P(x, y) \\ y' &= G(x, y) + Q(x, y) \end{aligned} \right\} (4),$$

και έστω (x_Δ, y_Δ) οι λύσεις του.

Υπό τις προϋποθέσεις του Θεωρήματος 2.2.1, και επιπλέον αν

$$\frac{P(x, y)}{\left((x - x_\infty)^2 + (y - y_\infty)^2 \right)^{1/2}} \rightarrow 0 \text{ καθώς } (x, y) \rightarrow (x_\infty, y_\infty) \text{ και}$$

$$\frac{Q(x, y)}{\left((x - x_\infty)^2 + (y - y_\infty)^2 \right)^{1/2}} \rightarrow 0 \text{ καθώς } (x, y) \rightarrow (x_\infty, y_\infty)$$

ισχύει ότι: $(x_\Delta, y_\Delta) \rightarrow (x_\infty, y_\infty)$ καθώς $t \rightarrow \infty$ (για λύσεις (x_Δ, y_Δ) που ξεκινούν κοντά στο (x_∞, y_∞)).

- Αν $|P(x, y)| \leq A$, $|Q(x, y)| \leq A \quad \forall y$ και A αρκετά μικρό, τότε οι λύσεις (x_Δ, y_Δ) μένουν εντός του KA , για κάποια σταθερά K των λύσεων του μη διαταραγμένου συστήματος.

Σημείωση: Από το παραπάνω θεώρημα καταλαβαίνουμε ότι τα ασυμπτωτικά ευσταθή σημεία ισορροπίας ενός συστήματος έχουν βιολογική σημασία αφού μένουν ανεπηρέαστα σε αλλαγές στις τιμές του αρχικού πληθυσμού, καθώς και σε άλλες μικρές επιπρόσθετες αλλαγές.

Παράδειγμα 1

Εδώ θα βρούμε το γραμμικοποιημένο σύστημα που προκύπτει από το σύστημα Lotka – Volterra σε κάθε σημείο ισορροπίας.

Τα σημεία ισορροπίας είναι λύσεις των εξισώσεων $x(\lambda - by) = 0$ και $y(-\mu + cx) = 0$. Για να βρούμε το γραμμικοποιημένο σύστημα, χρειαζόμαστε τις μερικές παραγώγους του συστήματος (1):

$$\frac{\partial}{\partial x} [x(\lambda - by)] = \lambda - by, \quad \frac{\partial}{\partial y} [x(\lambda - by)] = -bx,$$

$$\frac{\partial}{\partial x}[y(-\mu + cx)] = cy \quad , \quad \frac{\partial}{\partial y}[y(-\mu + cx)] = -\mu + cy.$$

Το νέο σύστημα στο (x_∞, y_∞) είναι λοιπόν το:

$$\begin{aligned} u' &= (\lambda - by_\infty)u - bx_\infty v, \\ v' &= cy_\infty + (-\mu + cx_\infty)v. \end{aligned}$$

Ένα σημείο ισορροπίας είναι το $(0,0)$ και η γραμμικοποίηση στο $(0,0)$ είναι: $\{u' = \lambda u \quad , \quad v' = -\mu v\}$.

Ένα άλλο σημείο ισορροπίας βγαίνει λύνοντας τις εξισώσεις $\lambda - by = 0$, $-\mu + cx = 0$ και είναι το $(\mu/c, \lambda/b)$, με γραμμικοποίηση:

$$\left\{ u' = -\frac{b\mu}{c}v \quad , \quad v' = \frac{c\lambda}{b}u \right\}.$$

Σε συνέχεια όσων αναφέραμε στο κεφάλαιο 1 για τα είδη των κρίσιμων σημείων, ακολουθεί το επόμενο θεώρημα:

Θεώρημα 2.2.3

Αν (x_∞, y_∞) είναι ένα κρίσιμο σημείο , και αν όλες οι ιδιοτιμές του πίνακα συντελεστών A του γραμμικοποιημένου συστήματος σε αυτό το σημείο έχουν αρνητικό πραγματικό μέρος και ισχύει επίσης ότι:

$$trA(x_\infty, y_\infty) = F_x(x_\infty, y_\infty) + G_y(x_\infty, y_\infty) < 0 \text{ και}$$

$$\det A(x_\infty, y_\infty) = F_x(x_\infty, y_\infty)G_y(x_\infty, y_\infty) - F_y(x_\infty, y_\infty)G_x(x_\infty, y_\infty) > 0 \text{ τότε το } (x_\infty, y_\infty) \text{ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.}$$

Πιο συγκεκριμένα, μπορούμε να πούμε τα εξής:

Αν ο πίνακας $A = \begin{pmatrix} F_x & F_y \\ G_x & G_y \end{pmatrix}$ έχει χαρακτηριστικό πολυώνυμο

$$\lambda^2 - trA \cdot \lambda + \det A = 0 \text{ με } \lambda \text{ τις ιδιοτιμές του, τότε η διακρίνουσά του είναι } \Delta = (trA)^2 - 4 \det A.$$

- Αν $\det A < 0$ το σημείο ισορροπίας είναι σημείο σάγματος
- Αν $\det A > 0$ και $trA < 0$ το σημείο ισορροπίας είναι ασυμπτωτικά ευσταθές και είναι κόμβος αν $\Delta \geq 0$ και εστία αν $\Delta < 0$
- Αν $\det A > 0$ και $trA > 0$ το σημείο ισορροπίας είναι ασταθές και είναι κόμβος αν $\Delta \geq 0$ και εστία αν $\Delta < 0$
- Αν $\det A > 0$ και $trA = 0$ τότε το σημείο ισορροπίας είναι κέντρο.

Ας δούμε τώρα τι συμβαίνει με τα κρίσιμα σημεία στα μη γραμμικά συστήματα δεδομένου ότι γνωρίζουμε το είδος του κρίσιμου σημείου στο αντίστοιχο γραμμικοποιημένο σύστημα.

Γραμμικοποιημένο σύστημα	Μη γραμμικό σύστημα
κόμβος	κόμβος
εστία	εστία
σημείο σάγματος	σημείο σάγματος
κέντρο	κέντρο ή ασυμπτωτικά ευσταθής εστία ή ασταθής εστία

Παράδειγμα 1 (συνέχεια)

Από το γραμμικοποιημένο σύστημα που προέκυψε, εξάγουμε τον πίνακα

συντελεστών: $A = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\mu b}{c} \\ \frac{\lambda c}{b} & 0 \end{pmatrix}$. Παρατηρούμε ότι $trA = 0$ και $\det A = \lambda\mu > 0$. Άρα

το σημείο ισορροπίας είναι κέντρο. Όπως όμως ήδη έχουμε αναφέρει, οι λύσεις αυτού του συστήματος είναι περιοδικές και είναι πολύ ευαίσθητες σε μικρές διαταραχές. Άρα το συγκεκριμένο μοντέλο μπορούμε να πούμε ότι δεν ανταποκρίνεται στην πραγματικότητα.

2.3 Περιοδικές λύσεις και οριακοί κύκλοι

Οι περιοδικές λύσεις συχνά παίζουν σημαντικό ρόλο σε φυσικά προβλήματα λόγω του ότι αναπαριστούν καταστάσεις που επαναλαμβάνονται με την πάροδο του χρόνου. Θα μελετήσουμε τη συμπεριφορά των λύσεων του συστήματος δύο διαστάσεων:

$$\left. \begin{aligned} x' &= F(x, y) \\ y' &= G(x, y) \end{aligned} \right\} (5),$$

μελετώντας το πεδίο φάσεων του.

Ορισμός 2.3.1

Έστω $(x(t), y(t))$ λύση του (5) η οποία είναι φραγμένη (bounded) καθώς $t \rightarrow \infty$.

Το σύνολο των σημείων $(x(t), y(t))$ για $t \geq 0$ καλείται *θετική ημι-τροχιά* (semi orbit) C^+ της λύσης στο επίπεδο (x, y) .

Ορισμός 2.3.2

Οριακό σύνολο $\omega(C^+)$ (ω -limit set) των ημι-τροχιών καλείται το σύνολο των σημείων (\bar{x}, \bar{y}) για τα οποία υπάρχει ακολουθία $t_n, t_n \rightarrow \infty$ έτσι ώστε $x(t_n) \rightarrow \bar{x}$, $y(t_n) \rightarrow \bar{y}$ καθώς $n \rightarrow \infty$.

Σημείωση: Αν $(x(t), y(t))$ είναι περιοδικές λύσεις, τότε η ημι-τροχιά C^+ θα είναι μια κλειστή καμπύλη και το οριακό σύνολο $\omega(C^+)$ θα αποτελείται από όλα τα σημεία της ημι-τροχιάς C^+ .

Πρόταση 2.3.1

Το οριακό σύνολο μιας πεπερασμένης ημι-τροχιάς είναι ένα κλειστό, πεπερασμένο, συνεκτικό σύνολο.

Ορισμός 2.3.3

Ένα σύνολο S καλείται *αναλλοίωτο ως προς το σύστημα (5)* ακριβώς όταν κάθε σημείο της θετικής ημι-τροχιάς ανήκει σε αυτό.

(Π.χ. ένα σημείο ισορροπίας είναι αναλλοίωτο όπως επίσης και μια κλειστή τροχιά μιας περιοδικής λύσης είναι αναλλοίωτη.)

Πρόταση 2.3.2

Το οριακό σύνολο είναι αναλλοίωτο.

Θεώρημα 2.3.1 (καμπύλη Jordan)

Μία απλή κλειστή καμπύλη (x, y) χωρίζει το επίπεδο σε δύο ξένες μεταξύ τους περιοχές. (Το θεώρημα αυτό δεν ισχύει για περισσότερες από δύο διαστάσεις.)

Θεώρημα 2.3.2 (Poincaré - Bendixson)

Έστω C^+ είναι μία πεπερασμένη ημι-τροχιά και το οριακό της σύνολο $\omega(C^+)$. Αν το $\omega(C^+)$ δεν περιέχει κανένα σημείο ισορροπίας τότε ή το C^+ είναι περιοδική τροχιά και $\omega(C^+) = C^+$ ή το $\omega(C^+)$ είναι περιοδική τροχιά που ονομάζεται *οριακός κύκλος* με το C^+ να τον πλησιάζει σπειροειδώς (είτε εσωτερικά είτε εξωτερικά).

Ορισμός 2.3.4

Γενικά, μία κλειστή τροχιά στο επίπεδο φάσεων τέτοια ώστε άλλες, μη κλειστές τροχιές να τείνουν σπειροειδώς προς αυτή είτε από το εσωτερικό, είτε από το εξωτερικό, καθώς $t \rightarrow \infty$ καλείται *οριακός κύκλος*. Αν όλες οι τροχιές οι οποίες ξεκινούν κοντά σε μία κλειστή τροχιά (εσωτερικά ή εξωτερικά) τείνουν σπειροειδώς προς την κλειστή τροχιά καθώς $t \rightarrow \infty$, τότε ο οριακός κύκλος είναι *ασυμπτωτικά ευσταθής*. Αν οι τροχιές από το ένα μέρος τείνουν σπειροειδώς προς την κλειστή τροχιά, ενώ αυτές από το άλλο μέρος απομακρύνονται σπειροειδώς καθώς $t \rightarrow \infty$, τότε ο οριακός κύκλος ονομάζεται *ημι-ευσταθής*. Αν οι τροχιές και στις δύο πλευρές της κλειστής τροχιάς απομακρύνονται σπειροειδώς καθώς $t \rightarrow \infty$ τότε ο οριακός κύκλος είναι *ασταθής*. Τέλος όταν στον οριακό κύκλο δεν πλησιάζουν ούτε απομακρύνονται άλλες τροχιές ονομάζεται *ευσταθής*.

Αν ένα οριακό σύνολο περιέχει περισσότερα από ένα σημεία ισορροπίας τότε πρέπει να περιέχει και τις τροχιές που ενώνουν αυτά τα σημεία. Πρακτικά μία φραγμένη λύση τείνει είτε σε ένα σημείο ισορροπίας είτε σε ένα οριακό κύκλο. Έτσι, αν για ένα σύστημα εξισώσεων μπορούμε να δείξουμε ότι όλες οι λύσεις είναι πεπερασμένες αλλά δεν υπάρχουν ασυμπτωτικά ευσταθή σημεία ισορροπίας τότε μπορούμε να συμπεράνουμε ότι πρέπει να υπάρχει τουλάχιστον μία περιοδική τροχιά. Αν υπάρχει μόνο μία περιοδική τροχιά τότε αυτή πρέπει να είναι ολικά ασυμπτωτικά ευσταθής και κάθε τροχιά να τείνει προς αυτή. Αν υπάρχουν περισσότερες περιοδικές τροχιές, τότε κάθε μια πρέπει να είναι ασυμπτωτικά ευσταθής είτε εσωτερικά είτε εξωτερικά.

Ορισμός 2.3.5

Ένα αυτόνομο σύστημα διαφορικών εξισώσεων ορίζει ένα *διανυσματικό πεδίο* όταν κάθε σημείο (x, y) αντιστοιχίζεται σε ένα διάνυσμα με συντεταγμένες $(F(x, y), G(x, y))$. (Με αυτό τον τρόπο, κάθε λύση έχει την τροχιά της εφαπτομένη σε αυτό το διανυσματικό πεδίο σε κάθε σημείο.)

Ορισμός 2.3.6

Για μία κλειστή καμπύλη S την οποία διασχίζουμε αντίστροφα με τους δείκτες του ρολογιού ορίζουμε το *δείκτη του S* (index of S) να είναι η αλλαγή στη γωνία του διανύσματος (F, G) κατά $1/2\pi$ φορές.

Θεώρημα 2.3.3

Ο δείκτης μίας απλής κλειστής καμπύλης S που στο εσωτερικό της δεν περιέχεται κανένα σημείο ισοροπίας είναι μηδέν.

Σημείωση: Ως αποτέλεσμα του παραπάνω ορισμού, κάθε περιοδική τροχιά πρέπει να περιέχει ένα σημείο ισοροπίας στο εσωτερικό της.

Θεώρημα 2.3.4 (κριτήριο Bendixson)

Έστω ότι $F_x(x, y) + G_y(x, y) > 0$ ή $F_x(x, y) + G_y(x, y) < 0$ σε μία απλά συνδεδεμένη περιοχή D . Τότε δεν υπάρχει καμία περιοδική τροχιά των $x' = F(x, y)$ και $y' = G(x, y)$ στο D .

Θεώρημα 2.3.5 (κριτήριο Dulac)

Έστω μία συνεχής διαφορίσιμη συνάρτηση $\beta(x, y)$ και έστω $\frac{\partial}{\partial x}(\beta(x, y)F(x, y)) + \frac{\partial}{\partial y}(\beta(x, y)G(x, y))$ αυστηρά θετικό ή αυστηρά αρνητικό σε μία απλά συνδεδεμένη περιοχή D . Τότε δεν υπάρχει καμία περιοδική τροχιά των $x' = F(x, y)$ και $y' = G(x, y)$ στο D .

Για συστήματα της μορφής:

$$\left. \begin{aligned} x' &= xf(x, y) \\ y' &= yg(x, y) \end{aligned} \right\} (6),$$

με $\beta(x, y) = 1/xy$, $F(x, y) = xf(x, y)$ και $G(x, y) = yg(x, y)$ μπορεί να εφαρμοστεί το παραπάνω κριτήριο. Από αυτό, προκύπτει το παρακάτω θεώρημα που μπορεί να εφαρμοστεί σε μοντέλα συμβίωσης, ανταγωνισμού αλλά όχι σε μοντέλα θηρευτή – θηράματος.

Θεώρημα 2.3.6

Έστω $f_x(x, y) < 0$, $g_y(x, y) < 0$ για $x > 0$, $y > 0$. Τότε δεν υπάρχουν περιοδικές τροχιές του συστήματος (6) σε ολόκληρο το πρώτο τεταρτημόριο του πορτρέτου φάσεων.

Παράδειγμα 2

Να καθοριστεί η συμπεριφορά των λύσεων του παρακάτω συστήματος, στο πρώτο τεταρτημόριο καθώς $t \rightarrow \infty$: $\{x' = x(100 - 4x - 2y) \quad , \quad y' = y(60 - x - y)\}$.

Υπάρχουν τρία σημεία ισορροπίας; $(0,0)$, $(25,0)$, $(0,60)$. Υπάρχει και μία τέταρτη λύση του συστήματος, το σημείο $(-10,70)$ το οποίο όμως δεν ανήκει στο πρώτο τεταρτημόριο, γι' αυτό και απορρίπτεται. Οι αντίστοιχοι πίνακες συντελεστών είναι:

$$A_1 = \begin{pmatrix} 100 & 0 \\ 0 & 60 \end{pmatrix} \quad , \quad A_2 = \begin{pmatrix} -100 & -50 \\ 0 & 35 \end{pmatrix} \quad , \quad A_3 = \begin{pmatrix} -20 & 0 \\ -60 & -60 \end{pmatrix} \quad , \quad \text{και}$$

$\det A_1 = 6000 > 0 \quad , \quad \text{tr}A_1 = 160 > 0$ άρα το $(0,0)$ είναι ασταθές,

$\det A_2 = -3500 < 0$ άρα το $(25,0)$ είναι σημείο σάγγματος και είναι ασταθές,

$\det A_3 = 1200 > 0 \quad , \quad \text{tr}A_3 = -80 < 0$ άρα το $(0,60)$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.

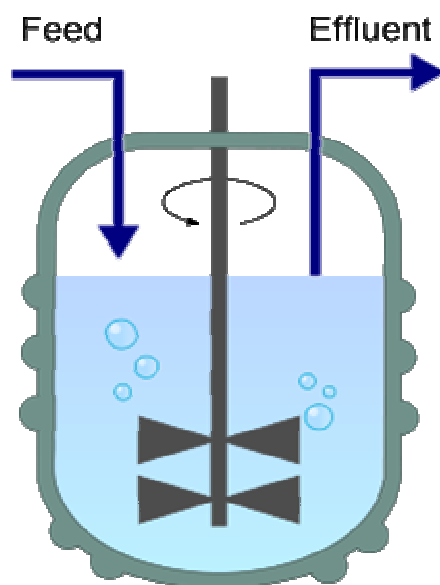
Εφαρμόζοντας τώρα το κριτήριο Dulac με $\beta(x,y) = 1/xy$ έχουμε:

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{100 - 4x - 2y}{y} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\frac{60 - x - y}{x} \right) = -\frac{4}{y} - \frac{1}{x} < 0 \quad \forall x, y \in \mathbb{R}^+ . \quad \text{Άρα δεν υπάρχουν}$$

περιοδικές τροχιές και από αυτό συμπεραίνουμε ότι κάθε τροχιά προσεγγίζει το $(0,60)$.

2.4 Το παράδειγμα του «ενυδρείου» (chemostat)

Το «ενυδρείο» είναι μία συσκευή που απαντάται στα εργαστήρια και σκοπό έχει την καλλιέργεια βακτηρίων ενός ή περισσοτέρων ειδών για πειραματικούς σκοπούς. Αποτελείται από την κυρίως δεξαμενή στην οποία τοποθετούμε τα βακτήρια (συνήθως αποστειρωμένη για την αποφυγή ανάπτυξης ανεπιθύμητων μικροοργανισμών), μία συσκευή εισόδου από την οποία υπάρχει συνεχής ροή τροφής με σταθερό ρυθμό και μία συσκευή εξόδου από την οποία φεύγει μια ποσότητα βακτηρίων και τροφής επίσης με σταθερό ρυθμό, ίδιο με το ρυθμό εισόδου, όπως φαίνεται στο παρακάτω σχήμα.



Σχήμα 3, «ενυδρείο» - chemostat

Αυτή η διαδικασία ονομάζεται «συνεχής καλλιέργεια βακτηρίων». Ο στόχος μας είναι να κατασκευάσουμε ένα μοντέλο για τη μελέτη της συμπεριφοράς του «ενυδρείου» βασιζόμενοι στον αριθμό των βακτηρίων μέσα σε αυτό και τη συγκέντρωση τροφής. Βάσει όσων έχουμε προαναφέρει, το μοντέλο του «ενυδρείου» ανήκει στην κατηγορία θηρευτής – θήραμα όπου το ρόλο θηρευτή παίζουν τα βακτήρια και θηράματος η τροφή έτσι ώστε το μοντέλο μας να είναι όσο πιο ρεαλιστικό γίνεται. Έστω y ο αριθμός των βακτηρίων και C η συγκέντρωση τροφής. Και τα δύο ορίζονται συναρτήσεις του χρόνου t . Ορίζουμε επίσης V τον όγκο του «ενυδρείου», Q το σταθερό ρυθμό ροής και $C^{(0)}$ τη σταθερή συγκέντρωση τροφής σε αυτό. Θεωρούμε ακόμη ότι ο μέσος κατά κεφαλήν ρυθμός γεννήσεων εξαρτάται από τη συγκέντρωση τροφής και είναι $r(C)$, και τέλος ότι το ποσοστό κατανάλωσης τροφής από κάθε βακτήριο είναι ανάλογο του $r(C)$ και είναι $ar(C)$. Παρατηρούμε λοιπόν ότι αν από τον ρυθμό γεννήσεων αφαιρέσουμε το ρυθμό εξόδου των βακτηρίων θα έχουμε το ρυθμό μεταβολής του πληθυσμού τους :

$$\frac{dy}{dt} = r(C)y - Qy/V = r(C)y - qy \quad (7),$$

όπου $q = Q/V$. Επίσης, ο ρυθμός μεταβολής του όγκου της τροφής είναι ο ρυθμός ανανέωσης της τροφής μείον το ρυθμό εξόδου μείον το ρυθμό κατανάλωσης :

$$\frac{d(CV)}{dt} = QC^{(0)} - QC - ar(C)y = Q(C^{(0)} - C) - ar(C)y \quad (8).$$

Οι δύο αυτές διαφορικές εξισώσεις αποτελούν το σύστημα που πρέπει να μελετηθεί. Διαιρώντας την (8) με τη σταθερά V και κάνοντας την αντικατάσταση $\beta = a/V$, β σταθερά προκύπτει το σύστημα:

$$\begin{aligned} y' &= r(C)y - qy, \\ C' &= q(C^{(0)} - C) - \beta r(C)y. \end{aligned}$$

Για τη συνάρτηση $r(C)$ που περιγράφει τις γεννήσεις συναρτήσεις της τροφής είναι προφανές ότι ισχύουν τα ακόλουθα: $r(C) = 0$ αν $C = 0$ και επίσης ότι φτάνει σε κορεσμό όταν η συγκέντρωση τροφής C γίνει πολύ μεγάλη δηλαδή $\lim_{C \rightarrow \infty} r(C) = r_{\infty} < \infty$. Ο τύπος που ικανοποιεί αυτές τις απαιτήσεις είναι $r(C) = \frac{aC}{C+A}$ με a, A σταθερές. Τελικά, έχουμε το σύστημα:

$$\begin{aligned} y' &= \frac{aC}{C+A}y - qy, \\ C' &= q(C^{(0)} - C) - \beta \frac{aC}{C+A}y. \end{aligned}$$

Το σύστημα αυτό δεν μπορεί να λυθεί αναλυτικά, γι' αυτό και θα το μελετήσουμε με ποιοτικές μεθόδους τις οποίες θα δούμε στη συνέχεια.

Σημείωση: Στο σχήμα 3 παρατηρούμε ότι μέσα στο ενυδρείο υπάρχει μία έλικα. Αυτό δεν είναι τυχαίο. Η έλικα αναδεύει το νερό, τα βακτήρια και την τροφή βοηθώντας μας να θεωρήσουμε το πρόβλημα χωρικά ομοιόμορφο. Έτσι αποφεύγουμε τη χρήση μερικών διαφορικών εξισώσεων.

2.5 Ανταγωνιστικά είδη

Τα είδη που θα μελετήσουμε σε αυτή την παράγραφο έχουν μία σχέση ανταγωνισμού μεταξύ τους. Ανταγωνίζονται για την διαθέσιμη τροφή ή τον διαθέσιμο χώρο ή για άλλους λόγους. Τα βασικά τους χαρακτηριστικά πάντως είναι ότι α) μία πιθανή αύξηση (αντ. μείωση) στον πληθυσμό του ενός είδους οδηγεί σε μείωση (αντ. αύξηση) του άλλου πληθυσμού και β) η αύξηση του πληθυσμού ενός είδους τείνει να μειώσει το ρυθμό αύξησης του ίδιου πληθυσμού. Μαθηματικά αυτές οι δύο ιδιότητες φαίνονται παρακάτω: έστω $\{x' = F(x, y), y' = G(x, y)\}$ το σύστημα εξισώσεων που περιγράφει τους πληθυσμούς των δύο ειδών σε ανταγωνισμό. Τότε πρέπει να ισχύουν τα ακόλουθα: $F_y(x, y) < 0$, $G_x(x, y) < 0$ για την (α) ιδιότητα και $F_x(x, y) < 0$, $G_y(x, y) < 0$ για τη (β) ιδιότητα.

Αρχικά θα μελετήσουμε πληθυσμιακά μοντέλα των οποίων ο κατά κεφαλήν ρυθμός ανάπτυξης είναι γραμμικός και αναπαρίσταται ως εξής:

$$\left. \begin{aligned} x' &= x(\lambda - ax - by) \\ y' &= y(\mu - cx - dy) \end{aligned} \right\} (9)$$

όπου $\lambda, \mu, a, b, c, d \in \mathbb{R}^+$ σταθερές. Για αυτά τα ανταγωνιστικά είδη υπάρχουν τέσσερα είδη σημείων ισορροπίας:

α) $(0, 0)$ με πίνακα συντεταγμένων $\begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \mu \end{pmatrix}$ που είναι ασταθής κόμβος,

β) $(K, 0)$ με $K = \lambda / a$ και πίνακα συντελεστών $B = \begin{pmatrix} -\lambda & -b\lambda / a \\ 0 & \mu - c\lambda / a \end{pmatrix}$,

γ) $(0, M)$ με $M = \mu / d$ και πίνακα συντελεστών $\Gamma = \begin{pmatrix} \lambda - b\mu / d & 0 \\ -\mu c / d & -\mu \end{pmatrix}$,

δ) (x_∞, y_∞) με $x_\infty > 0, y_\infty > 0$, $x_\infty = \frac{d\lambda - b\mu}{ad - bc}$, $y_\infty = \frac{a\mu - c\lambda}{ad - bc}$ και πίνακα

συντελεστών $A = \begin{pmatrix} -ax_\infty & -bx_\infty \\ -cy_\infty & -dy_\infty \end{pmatrix}$. (Αν στον πίνακα αυτό λάβουμε το

χαρακτηριστικό πολυώνυμο και έπειτα τη διακρίνουσα, εύκολα διαπιστώνουμε ότι $\Delta = \beta^2 - 4\alpha\gamma > 0$)

Στην πρώτη περίπτωση κανένα από τα δύο είδη δεν επιβιώνει, στη δεύτερη και τρίτη επιβιώνει μόνο το ένα από τα δύο ενώ στην τέταρτη περίπτωση έχουμε συνύπαρξη των δύο ειδών.

Θα διακρίνουμε τώρα περιπτώσεις για να μελετήσουμε τη συμπεριφορά κάθε πληθυσμού και την ικανότητα επιβίωσης του κάτω από διαφορετικές συνθήκες. **Περίπτωση 1^η**: $d\lambda - b\mu > 0$ και $a\mu - c\lambda > 0$. Τότε, $d/b > \mu/\lambda > c/a$ άρα $ad - bc > 0$ και (x_∞, y_∞) ανήκει στο πρώτο τεταρτημόριο του πεδίου φάσεων.

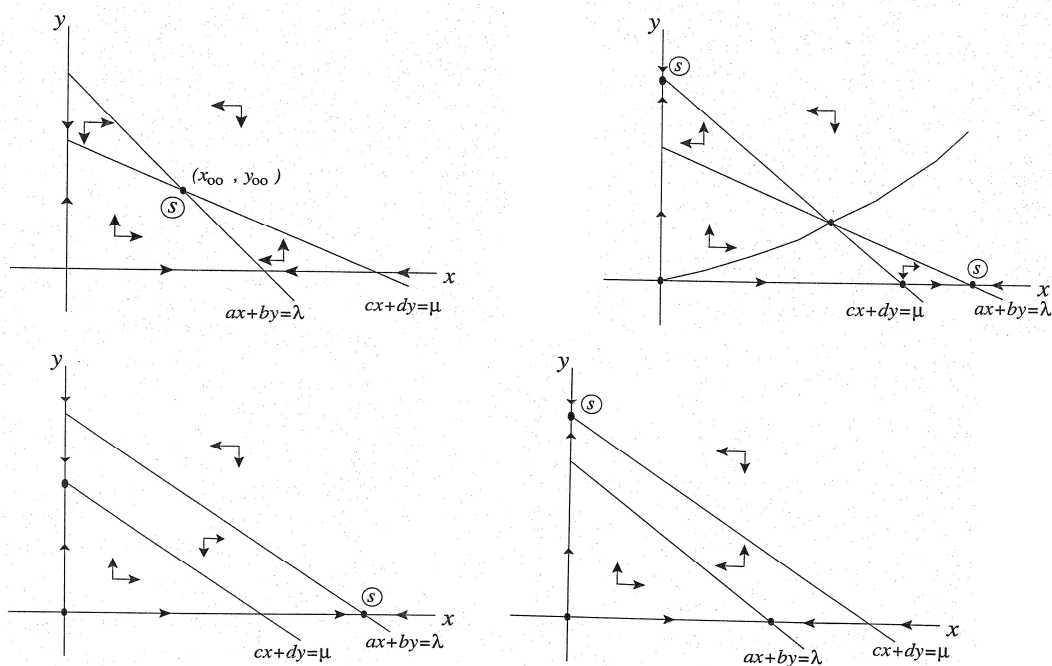
Παρατηρούμε ακόμη ότι $\det A > 0$ και $\text{tr} A < 0$ άρα το σημείο (x_∞, y_∞) είναι ένας ασυμπτωτικά ευσταθής κόμβος. Με τα παραπάνω δεδομένα, $\det B < 0$ και $\det \Gamma < 0$ άρα τα σημεία $(K, 0)$ και $(0, M)$ είναι σαγματικά σημεία. Όπως φαίνεται και στο

σχήμα 4(α) κάθε τροχιά τείνει προς το (x_∞, y_∞) καθώς $t \rightarrow \infty$ υποδεικνύοντας συνύπαρξη και των δύο ειδών ανεξάρτητα από τα αρχικά μεγέθη των δύο πληθυσμών. **Περίπτωση 2^η**: $d\lambda - b\mu < 0$ και $a\mu - c\lambda < 0$. Τότε, $c/a > \mu/\lambda > d/b$ άρα $ad - bc < 0$ και (x_∞, y_∞) ανήκει στο πρώτο τεταρτημόριο του πεδίου φάσεων. Εδώ, $\det A < 0$ άρα το σημείο (x_∞, y_∞) είναι σαγματικό. Αντίθετα, $\det B > 0$, $trB < 0$ και $\det \Gamma > 0$, $tr\Gamma < 0$ άρα τα σημεία $(K, 0)$ και $(0, M)$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθείς κόμβοι. Όπως φαίνεται στο σχήμα 4(β), στο σημείο (x_∞, y_∞) υπάρχει διαχωρίζουσα η οποία χωρίζει το πρώτο τεταρτημόριο σε δύο περιοχές που η μία περιέχει τροχιές που τείνουν στο σημείο $(K, 0)$ και η άλλη στο $(0, M)$. Σε αυτή την περίπτωση η συνύπαρξη των δύο ειδών είναι αδύνατη (εκτός και αν οι τιμές των αρχικών πληθυσμών βρεθούν πάνω στη διαχωρίζουσα, πράγμα εξαιρετικά σπάνιο γι' αυτό και δε μελετάται) και το ποιο είδος θα επιβιώσει εξαρτάται από τις αρχικές τιμές των πληθυσμών.

Περίπτωση 3^η: $d\lambda - b\mu > 0$ και $a\mu - c\lambda < 0$. Σε αυτή την περίπτωση δεν υπάρχει σημείο ισορροπίας στο πρώτο τεταρτημόριο. Το $(K, 0)$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθής κόμβος ενώ το $(0, M)$ είναι σημείο σάγματος. Όπως φαίνεται και από το σχήμα 4(γ) όλες οι τροχιές τείνουν στο $(K, 0)$ καθώς $t \rightarrow \infty$ οδηγώντας στην εξάλειψη του είδους y και στην πλήρη επικράτηση του x για όλες τις αρχικές τιμές των πληθυσμών.

Περίπτωση 4^η: $d\lambda - b\mu < 0$ και $a\mu - c\lambda > 0$. Είναι η ακριβώς αντίθετη περίπτωση της 3 με εξάλειψη του είδους x και πλήρη επικράτηση του y για όλες τις αρχικές τιμές των πληθυσμών (σχήμα 4δ).

Σημείωση: οι αριθμοί K, M ονομάζονται *φέρουσες ικανότητες* και αντιστοιχούν στο μέγεθος του πληθυσμού που μπορεί να φτάσει ένα είδος όταν όλα τα άλλα είδη απουσιάζουν.



Σχήμα 4

Η αρχή του ανταγωνιστικού αποκλεισμού η οποία προτάθηκε από τον Gause το 1934 και βασιζόταν σε πειράματα αναφέρει ότι η συμβίωση δύο πληθυσμών που βρίσκονται σε ανταγωνισμό και διεκδικούν περιορισμένους πόρους, π.χ. τροφή, είναι αδύνατη. Το ένα από τα δύο είδη θα κριθεί ικανότερο και θα επιβιώσει. Όπως όμως είδαμε παραπάνω αυτό δεν συμβαίνει πάντα.

Παράδειγμα 3

Να εξεταστεί το αποτέλεσμα του ανταγωνισμού στο παρακάτω μοντέλο:

$$x' = x(100 - 4x - y),$$

$$y' = y(60 - x - 2y).$$

Ένα σημείο ισορροπίας είναι το $(20, 20)$. Ο πίνακας συντελεστών σε αυτό το σημείο

είναι: $\begin{pmatrix} -80 & -20 \\ -20 & -40 \end{pmatrix}$ με ορίζουσα $\det = 2400 > 0$ και $tr = -120 < 0$. Συνεπώς το

σημείο ισορροπίας είναι ασυμπτωτικά ευσταθής κόμβος και όλες οι τροχιές τείνουν προς αυτό, άρα τα δύο είδη συνυπάρχουν.

Παράδειγμα 4

Ένα παράδειγμα ανταγωνισμού δύο ειδών για το οποίο διαθέτουμε πραγματικές μετρήσεις είναι αυτό που διεξήγαγε ο Gause το 1934 ανάμεσα σε δύο πρωτόζωα, το *Paramecium aurelia* και το *Paramecium caudatum*. Στην αρχή ο Gause μέτρησε το μέγεθος κάθε πληθυσμού ξεχωριστά και ταίριαξε τα αποτελέσματα με λογιστικά μοντέλα. Στη συνέχεια έκανε μετρήσεις και για τα δύο είδη μαζί. Τα αποτελέσματα φαίνονται στον παρακάτω πίνακα. (Ο χρόνος μετριέται σε ημέρες και οι πληθυσμοί μετρούνται σε αριθμό ατόμων/ 0.5 cm^3 .)

Χρόνος	Ξεχωριστά		Σε ανταγωνισμό	
	P.aurelia	P.caudatum	P.aurelia	P.caudatum
0	2	2	2	2
1	3	5	4	8
2	29	22	29	20
3	92	16	66	25
4	173	39	141	24
5	210	52	162	-
6	210	54	219	-
7	240	47	153	-
8	-	50	162	21
9	-	26	150	15
10	240	69	175	12
11	219	51	260	9
12	255	57	276	12
13	252	70	285	6
14	270	53	225	9
15	240	59	222	3
16	249	57	220	0

Από τη γραφική αναπαράσταση φαίνεται ότι η καμπύλες κάθε πληθυσμού ξεχωριστά δείχνουν λογιστική ανάπτυξη, όμως κοντά στη φέρουσα ικανότητα έχουμε την

εμφάνιση μικρών ταλαντώσεων. Αυτό ίσως οφείλεται σε φυσικούς παράγοντες όπως π.χ. η αλλαγή θερμοκρασίας (σχήμα 5 α, β).

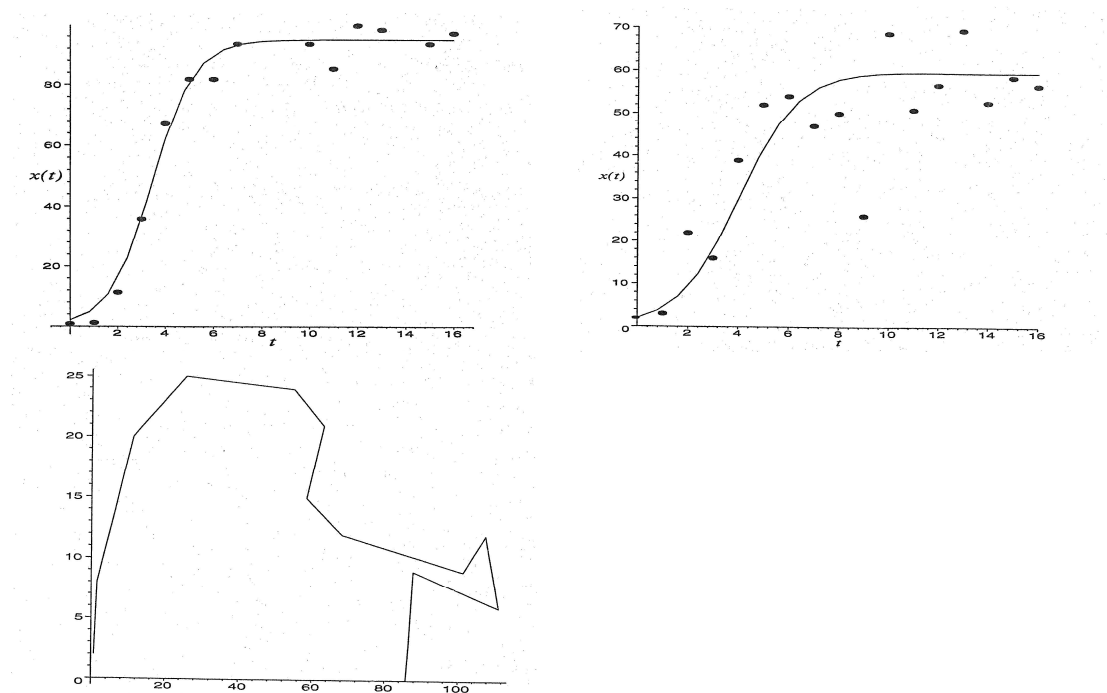
Στο σχήμα 5(γ) φαίνεται η αναπαράσταση και των δύο ειδών μαζί. Από αυτό φαίνεται καθαρά ότι ο πληθυσμός της *P. caudatum* πεθαίνει ενώ ταυτόχρονα ο πληθυσμός της *P. aurelia* προσεγγίζει τη φέρουσα ικανότητά του, σα να πρόκειται για ένα είδος.

Το μαθηματικό μοντέλο που προκύπτει είναι το εξής:

$$\begin{aligned} x' &= x \left(1.12 - \frac{1.12}{95} x - \frac{1.12 \cdot 1.55}{95} y \right), \\ y' &= y \left(0.84 - \frac{0.84 \cdot 0.65}{60} x - \frac{0.84}{60} y \right) \end{aligned}$$

(οι τιμές των παραμέτρων προέκυψαν από τις εκτιμήσεις του Gause).

Μπορούμε πλέον να παρατηρήσουμε ότι $d\lambda - b\mu > 0$ και $a\mu - c\lambda < 0$ δηλαδή βρισκόμαστε στην περίπτωση 3, που σημαίνει ότι ο πληθυσμός της *P. aurelia* θα επιβιώσει ενώ η *P. caudatum* θα εξαφανιστεί. Άρα επιβεβαιώνονται αυτά που παρατηρήσαμε γραφικά.



Σχήμα 5

(Λεπτομερέστερη ανάλυση για το πώς κατασκευάστηκαν αυτές οι καμπύλες υπάρχει στο Παράρτημα Α.)

2.6 Μοντέλο θηρευτής – θήραμα

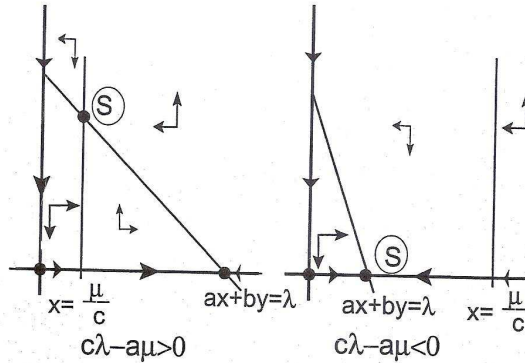
Όπως είδαμε σε προηγούμενη ενότητα, το μοντέλο Lotka – Volterra αποδείχθηκε ανεπαρκές για την περιγραφή δύο ειδών που έχουν σχέση θηρευτή – θηράματος γιατί ήταν πολύ ευαίσθητο σε μικρές αλλαγές. Σε αυτή την ενότητα θα παρουσιάσουμε εν συντομία τρία πιο ρεαλιστικά μοντέλα.

Μοντέλο I^ο: Σε αυτό θα θεωρήσουμε ότι υπό την απουσία θηρευτών, ο πληθυσμός του θηράματος υπακούει στο λογιστικό μοντέλο. Έτσι, προκύπτει το σύστημα:

$$x' = x(\lambda - ax - by),$$

$$y' = y(-\mu + cx).$$

Από αυτό, προκύπτουν οι εξισώσεις $ax + by = \lambda$ και $x = \mu/c$ τις οποίες και αναπαριστούμε γραφικά στο σχήμα 6. (Επειδή $x = \mu/c$ και $y = (c\lambda - a\mu)/cb$ διακρίνουμε δύο περιπτώσεις: (α) $c\lambda - a\mu > 0$ και (β) $c\lambda - a\mu < 0$.)



Σχήμα 6

Ο πίνακας συντελεστών στο σημείο ισορροπίας είναι: $A = \begin{pmatrix} -ax_\infty & -bx_\infty \\ cy_\infty & 0 \end{pmatrix}$, με

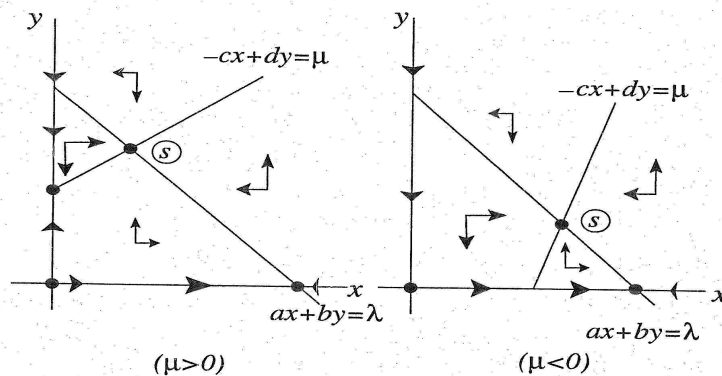
$\det A = bcx_\infty y_\infty > 0$ και $\text{tr}A = -ax_\infty < 0$. Άρα το (x_∞, y_∞) είναι ασυμπτωτικά ευσταθής κόμβος ή σπειροειδές σημείο. Από το κριτήριο Dulac συμπεραίνουμε ότι δεν υπάρχουν περιοδικές τροχιές. Τέλος, αν $c\lambda - a\mu > 0$ τότε το σημείο ισορροπίας $(\lambda/a, 0)$ είναι ευσταθές σαγματικό σημείο ενώ αν $c\lambda - a\mu < 0$ το $(\lambda/a, 0)$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθής κόμβος. Δηλαδή σε κάθε περίπτωση έχουμε ακριβώς ένα ευσταθές σημείο στο οποίο και τείνουν όλες οι τροχιές.

Μοντέλο 2^ο: Σε αυτό, θα θεωρήσουμε ότι και τα δύο είδη υπακούουν στο λογιστικό μοντέλο στην περίπτωση που το κάθε ένα μελετάται ξεχωριστά, δηλαδή όταν $b = 0$ και $d = 0$. Έτσι, προκύπτει το σύστημα:

$$x' = x(\lambda - ax - by),$$

$$y' = y(\mu + cx - dy),$$

όπου μ είναι θετικό ή αρνητικό. Από αυτό προκύπτουν οι εξισώσεις $ax + by = \lambda$ και $dy - cx = \mu$. Στο σχήμα 7 φαίνονται οι γραφικές παραστάσεις για τις διάφορες τιμές του μ .



Σχήμα 7

Ο πίνακας συντελεστών στο (x_∞, y_∞) είναι: $B = \begin{pmatrix} -ax_\infty & -by_\infty \\ cx_\infty & -dy_\infty \end{pmatrix}$ με

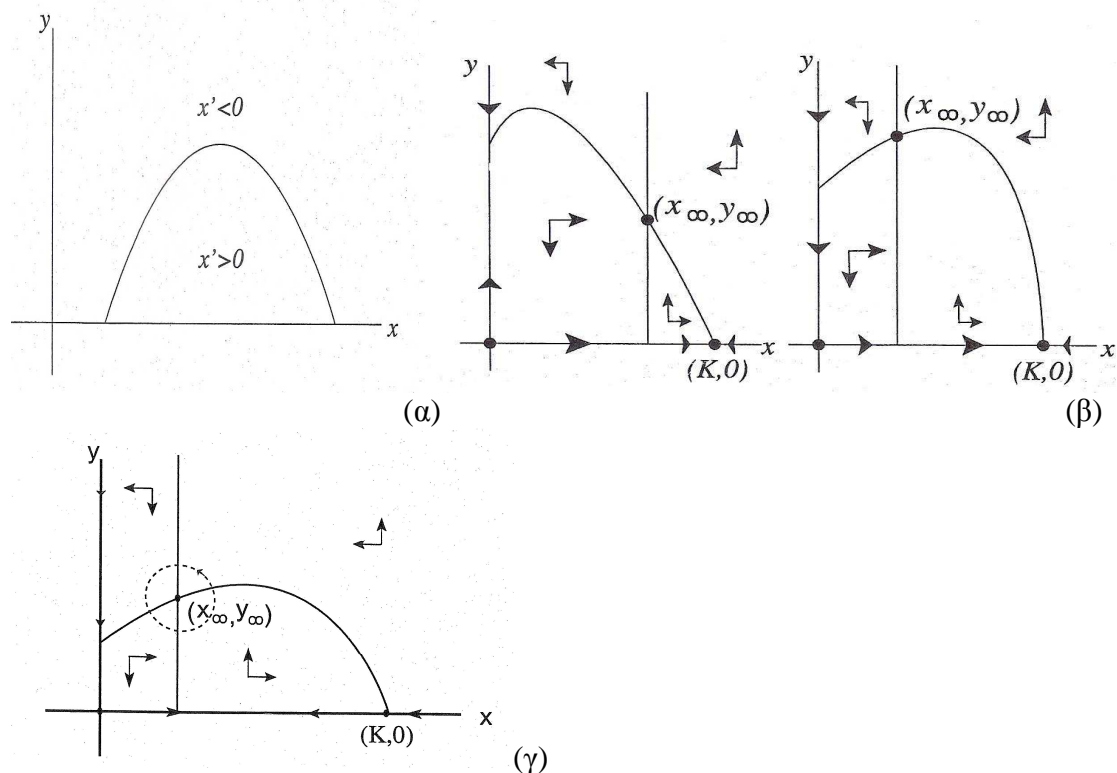
$\det B = (ad + bc)x_\infty y_\infty > 0$ και $\text{tr}B = -ax_\infty - dy_\infty < 0$. Άρα το (x_∞, y_∞) είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Από το κριτήριο Dulac και πάλι δεν υπάρχουν περιοδικές τροχιές.

Μοντέλο 3^ο: (Rosenzweig - MacArthur) Για να έχουμε την πιθανότητα να εμφανιστούν περιοδικές τροχιές, σε αυτό το μοντέλο θα θεωρήσουμε *μη γραμμικούς* κατά κεφαλήν ρυθμούς ανάπτυξης:

$$x' = xf(x) - xy\phi(x),$$

$$y' = y(cx\phi(x) - e).$$

Παρατηρούμε ότι όταν απουσιάζουν οι θηρευτές, $y = 0$, η εξίσωση που περιγράφει τον πληθυσμό του θηράματος γίνεται $x' = xf(x)$, δηλαδή ο παράγοντας $xf(x)$ παριστάνει το ρυθμό ανάπτυξης του θηράματος μόνου του. Ο παράγοντας $xy\phi(x)$ ονομάζεται *λειτουργική ανταπόκριση του θηρευτή*, και το γινόμενο $x\phi(x)$ αντιπροσωπεύει τον αριθμό θηραμάτων που καταναλώνονται από κάθε θηρευτή στη μονάδα του χρόνου. Ακόμη, η σταθερά c είναι η ικανότητα μετατροπής των θηραμάτων σε θηρευτές, και ο όρος $cxy\phi(x)$ είναι η αριθμητική ανταπόκριση του θηρευτή. Τέλος, η σταθερά e παριστάνει το ποσοστό θνησιμότητας των θηρευτών. Η λογική αυτού του μοντέλου είναι ότι καθώς ο πληθυσμός θηραμάτων αυξάνεται, το ποσοστό κατανάλωσης θηραμάτων ανά θηρευτή αυξάνεται αλλά ταυτόχρονα, το κλάσμα του συνολικού αριθμού θηραμάτων που καταναλώθηκε ανά θηρευτή μειώνεται. Θεωρούμε ότι $\phi(x) \geq 0$, $\phi'(x) \leq 0$, $[x\phi(x)]' \geq 0$ και ότι το $x\phi(x)$ είναι πεπερασμένο καθώς $x \rightarrow \infty$. Η καμπύλη που φαίνεται στο σχήμα 8 παριστάνει τον πληθυσμό του θηράματος ενώ η κάθετη γραμμή παριστάνει το θηρευτή. Παρατηρούμε ότι η καμπύλη του θηράματος φτάνει σε ένα μέγιστο σημείο και ύστερα πέφτει. Αυτό συμβαίνει γιατί στον πληθυσμό του θηράματος εμφανίζονται αυτοπεριοριστικοί παράγοντες (π.χ. πεπερασμένος χώρος και τροφή) οι οποίοι εμποδίζουν την περαιτέρω αύξησή του. Ανάλογα με τη θέση στην οποία βρίσκεται το σημείο τομής των δύο καμπύλων έχουμε ευστάθεια ή αστάθεια του σημείου ισορροπίας (x_∞, y_∞) . Επίσης, αποδεικνύεται ότι στο μοντέλο Rosenzweig - MacArthur μπορούν να εμφανιστούν οριακοί κύκλοι, έτσι ώστε κάθε τροχιά να τείνει σπειροειδώς είτε εσωτερικά είτε εξωτερικά προς τον οριακό κύκλο. Έτσι, το παρόν μοντέλο ταιριάζει περισσότερο με την πραγματικότητα αφού έχει τη δυνατότητα να εξηγήσει τις παρατηρούμενες περιοδικές συμπεριφορές και κρίνεται καλύτερο από το μοντέλο Lotka - Volterra.



(γ)
Σχήμα 8

Σημείωση: Όταν σε ένα μαθηματικό μοντέλο βάζουμε πειραματικά δεδομένα για να κάνουμε κάποια μελλοντική πρόβλεψη πρέπει να είμαστε αρκετά προσεκτικοί γιατί αυτά τα δεδομένα μπορεί να μην αντικατοπτρίζουν εξ' ολοκλήρου την πραγματικότητα. Αν για παράδειγμα μελετάμε τον πληθυσμό ενός ζώου από τον αριθμό των ατόμων που κάνουν την εμφάνισή τους σε μία συγκεκριμένη θέση, τότε αυτό το νούμερο ίσως δεν περιγράφει επακριβώς το συνολικό μέγεθος του πληθυσμού. Επίσης πολλές φορές τα δεδομένα πρέπει να μετακινηθούν κατά ένα χρονικό διάστημα, για παράδειγμα ένα ζώο δεν μπορεί να θεωρηθεί ότι μπορεί να συμβάλει στην αναπαραγωγική διαδικασία, άρα και στην αύξηση του πληθυσμού του, πριν ενηλικιωθεί. Ακόμη πρέπει να θυμόμαστε ότι στα πειραματικά δεδομένα υπάρχει πάντα η πιθανότητα σφάλματος και ότι στη φύση το μέγεθος ενός πληθυσμού δεν μειώνεται / αυξάνεται αναγκαστικά και μόνο από ένα άλλο πληθυσμό – θηρευτή αλλά και από κλιματικές αλλαγές, επιδημίες, μεταβολές στις διατροφικές συνήθειες και άλλα. Τέλος, στη φύση σχεδόν ποτέ δεν έχουμε αλληλεπίδραση μόνο δύο ειδών, συνήθως τα είδη που εμπλέκονται είναι πολύ περισσότερα.

Παράδειγμα 5 (συνέχεια μελέτης του «ενυδρείου»)

Όπως είχαμε δει, το σύστημα των εξισώσεων που περιέγραφαν τον πληθυσμό των βακτηρίων μέσα στο ενυδρείο συναρτήσει της τροφής ήταν:

$$y' = \frac{aC}{C+A}y - qy,$$

$$C' = q(C^{(0)} - C) - \beta \frac{aC}{C+A}y.$$

με a, A, q, β σταθερές.

Αυτό είναι ένα μοντέλο Rosenzweig – MacArthur με τη συγκέντρωση τροφής C να παίζει το ρόλο του θηράματος και τον πληθυσμό των βακτηρίων y να παίζει το ρόλο του θηρευτή. Οι αντιστοιχίες με το γενικό μοντέλο είναι:

$$xf(x) = q(C^0 - C),$$

$$x\phi(x) = \frac{\beta a C}{C + A},$$

$$c = \frac{1}{\beta},$$

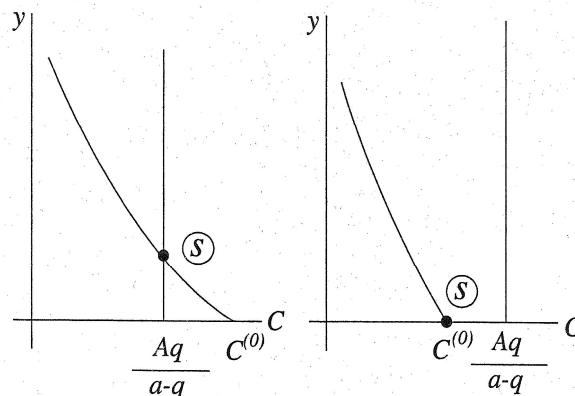
$$e = q.$$

Λαμβάνοντας $C' = 0$ έχουμε $y = \frac{q(C+A)(C^0 - C)}{a\beta C}$, που είναι μη φραγμένο για

$C \rightarrow \infty$ και μηδενίζεται για $C = C^0$. Εύκολα φαίνεται ότι $\frac{dy}{dC} < 0$ σε όλα τα σημεία.

Λαμβάνοντας τώρα $y' = 0$ έχουμε $C = \frac{Aq}{(a - q)}$. Παρατηρούμε ότι η καμπύλη του

θηρευτή (βακτήρια) είναι φθίνουσα και έτσι, το σημείο τομής με την ευθεία του θηράματος (τροφή) είναι ασυμπτωτικά ευσταθές για $C > 0, y > 0$ (αν υπάρχει) αλλιώς το σημείο τομής της καμπύλης με τον άξονα, δηλαδή το $(C^0, 0)$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Τα παραπάνω φαίνονται στο επόμενο σχήμα:



Σχήμα 9

Τελικά, η συνθήκη που πρέπει να ισχύει ώστε να υπάρξει σημείο ισορροπίας και να επιβιώσει ο πληθυσμός των βακτηρίων είναι: $C^0 > \frac{Aq}{(a - q)}$ ή αλλιώς $q < \frac{aC^0}{A + C^0}$ που είναι το ποσοστό εισροής της τροφής και το οποίο μπορούμε να εύκολα να ρυθμίσουμε.

Σημείωση: Εν γένει, τα μοντέλα δύο ειδών που περιγράφονται από τις εξισώσεις της μορφής $\{x' = xf(x, y), y' = yg(x, y)\}$ ονομάζονται *μοντέλα Kolmogorov*. Όταν επικεντρώνουμε τη μελέτη μας σε μοντέλα θηρευτή – θηράματος κάνουμε τις παρακάτω παραδοχές:

α) $f_y(x, y) < 0, g_x(x, y) > 0, g_y(x, y) \leq 0$

β) αν ως $K > 0$ ορίσουμε τη φέρουσα ικανότητα του συστήματος και ως $J > 0$ τον ελάχιστο αριθμό θηραμάτων που απαιτείται για να επιβιώσουν οι θηρευτές, τότε $f(K, 0) = 0$, $f(x, y) < 0$ αν $x > K$ και τέλος $g(J, 0) = 0$.

Θεώρημα 2.6.1

Με τις παραπάνω υποθέσεις, κάθε λύση ενός μοντέλου Kolmogorov με $x(0) > 0$, $y(0) > 0$ παραμένει φραγμένη για $0 \leq t \leq \infty$.

Θεώρημα 2.6.2 (Kolmogorov)

Από το παραπάνω θεώρημα και το θεώρημα Poincaré – Bendixson προκύπτει ότι κάθε τροχιά του συστήματος θηρευτής – θήραμα τείνει είτε σε ένα ευσταθές σημείο ισορροπίας είτε σε ένα ευσταθή οριακό κύκλο καθώς $t \rightarrow \infty$.

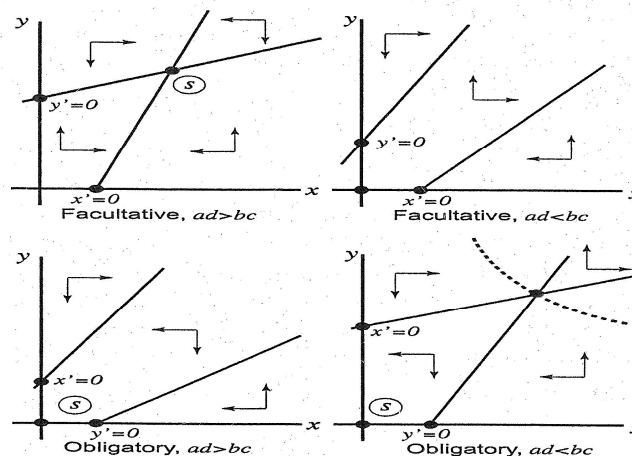
Με τα παραπάνω διασφαλίζονται τα εξής: πρώτον, κάθε τροχιά που ξεκινά στο πρώτο τεταρτημόριο του πεδίου φάσεων θα παραμείνει σε αυτό και δεύτερον, αν για κάποια τροχιά και κάποιο t έχουμε εξάλειψη του πληθυσμού x , δηλαδή $x = 0$, τότε θα παραμείνει έτσι για όλα τα επόμενα t .

2.7 Συμβίωση δύο ειδών

Πολλές φορές στη φύση, συναντάμε δύο είδη τα οποία δεν έχουν σχέσεις ανταγωνισμού αλλά συνύπαρξης, δηλαδή το ένα χρειάζεται το άλλο για να επιβιώσει (αναγκαστικά - obligatory), ή το ένα συμβιώνει με το άλλο (προαιρετικά - facultative), δεν το ανταγωνίζεται. Το μαθηματικό μοντέλο που περιγράφει αυτό το φαινόμενο είναι το παρακάτω:

$$\begin{aligned} x' &= x(\lambda - ax + by), \\ y' &= y(\mu + cx - dy), \end{aligned}$$

όπου το θετικό πρόσημο στους όρους by και cx περιγράφει ακριβώς αυτή την εποικοδομητική αλληλεπίδραση. Όταν έχουμε προαιρετική συμβίωση οι όροι λ, μ είναι επίσης θετικοί, ενώ όταν το ένα είδος έχει απόλυτη ανάγκη το άλλο για την επιβίωση του είναι αρνητικοί. Για να βρούμε τα σημεία ισορροπίας σχεδιάζουμε τις ευθείες $\lambda - ax + by = 0$ (με κλίση a/b) και $\mu + cx - dy = 0$ (με κλίση c/d). Όλες οι πιθανές περιπτώσεις φαίνονται στο παρακάτω σχήμα.



Σχήμα 10

Το μοντέλο αυτό όμως παρουσιάζει πρόβλημα αφού στην περίπτωση που $a/b < c/d$ η λύση γίνεται μη φραγμένη. Επίσης, ακόμη και αν $a/b > c/d$ αλλά βρισκόμαστε στην αναγκαστική συμβίωση, η μόνη ευσταθής λύση είναι η αρχή των αξόνων, δηλαδή, σε αυτή την περίπτωση, κανένα είδος δεν επιβιώνει.

Θα περάσουμε λοιπόν σε ένα μοντέλο Kolmogorov για την περιγραφή συμβιωτικών μοντέλων. Έστω το σύστημα

$$\begin{aligned}x' &= xf(x, y), \\y' &= yg(x, y),\end{aligned}$$

με $f_x(x, y) < 0$ και $f_y(x, y) \geq 0$ που περιγράφει το συμβιωτικό χαρακτήρα του y είδους με το x , και $x, y \geq 0$. (Η περίπτωση $f_y(x, y) \equiv 0$ ονομάζεται παρασιτισμός και σε αυτή το είδος x είναι ανεξάρτητο του είδους y .) Επειδή $f_x(x, y) < 0$ από το θεώρημα πεπλεγμένων συναρτήσεων $f(x, y) = 0 \Rightarrow x = \varphi(y) \geq 0$, $\varphi'(y) \geq 0$ για $y \in [a, +\infty)$. Αν $a = 0$ και $\varphi(0) = K > 0$ έτσι ώστε $f(K, 0) = 0$, το είδος x έχει προαιρετική συμβίωση με το y , ενώ αν $a > 0$ ή $a = 0$, $\varphi(0) = 0$ τότε το x έχει σχέση αναγκαστικής συμβίωσης με το y . Επίσης θεωρούμε ότι $\varphi(\infty) = K^* < \infty$, $K^* \geq K$. Η K^* είναι μία αυξημένη φέρουσα ικανότητα του είδους x εξαιτίας των συμβιωτικών φαινομένων. Τα αντίστοιχα μπορούμε να θεωρήσουμε και για το είδος y με $g_x(x, y) \geq 0$ και $g_y(x, y) < 0$, άρα $y = \psi(x) \geq 0$ και $\psi(\infty) = M^* < \infty$. Εύκολα βλέπουμε ότι ο πίνακας συντελεστών έχει θετικό ίχνος, η διακρίνουσα είναι θετική, ενώ το πρόσημο της ορίζουσας είναι είτε θετικό είτε αρνητικό. Άρα το σημείο ισορροπίας (x_∞, y_∞) είναι σημείο σάγματος ή ασυμπτωτικά ευσταθής κόμβος. (Αναλυτικότερα θέματα αναγκαστικής και προαιρετικής συμβίωσης θα δούμε στο 4^ο Κεφάλαιο.)

2.8 Μελέτη συστημάτων με περισσότερα από δύο είδη

Στα προηγούμενα κεφάλαια, μελετήσαμε όλες τις πιθανές συμπεριφορές που μπορούν να έχουν δύο είδη και δώσαμε μαθηματικά μοντέλα για αυτά. Στην πραγματικότητα όμως, στη φύση έχουμε εμπλοκή περισσότερων από δύο ειδών. Για παράδειγμα ένας λαγός δεν είναι θήραμα μόνο για τις αλεπούδες αλλά και για τους λύκους. Έτσι, θα ήταν πιο ακριβές αν στο μοντέλο θηρευτής – θήραμα εντάσσαμε και τα τρία είδη. Σε γενικές γραμμές η μελέτη πολλών ειδών ταυτόχρονα είναι δύσκολη και πολύπλοκη υπόθεση. Παρακάτω θα παραθέσουμε μερικά γενικά στοιχεία για μοντέλα n - ειδών και στη συνέχεια θα ασχοληθούμε με συστήματα που περιλαμβάνουν τρία είδη.

Έστω x_1, x_2, \dots, x_n οι πληθυσμοί από n αλληλεπιδρώντα είδη σε ένα σύστημα όπου έχουμε θεωρήσει ότι ο ρυθμός ανάπτυξης κάθε είδους εξαρτάται μόνο από το μέγεθος του εκάστοτε πληθυσμού. Έτσι έχουμε το παρακάτω σύστημα:

$$\begin{aligned}x_1' &= F_1(x_1, x_2, \dots, x_n), \\x_2' &= F_2(x_1, x_2, \dots, x_n), \\&\vdots\end{aligned}$$

$$x'_n = F_n(x_1, x_2, \dots, x_n),$$

ή αλλιώς $\mathbf{x}' = \mathbf{x}'(t) = \mathbf{F}(\mathbf{x})$. Επίσης για να είμαστε σύμφωνοι με την πραγματικότητα απαιτούμε αν ένας πληθυσμός x_j μηδενιστεί για κάποιο t να παραμείνει μηδέν για όλα τα υπόλοιπα t αφού δεν είναι δυνατόν κάποιο είδος να αναγεννηθεί αν σε προηγούμενο χρόνο έχει εκλείψει! Ακολουθώντας το μοντέλο Kolmogorov το παραπάνω σύστημα γράφεται στη μορφή:

$$\begin{aligned} x'_1 &= x_1 r_1(x_1, x_2, \dots, x_n), \\ x'_2 &= x_2 r_2(x_1, x_2, \dots, x_n), \\ &\vdots \\ x'_n &= x_n r_n(x_1, x_2, \dots, x_n). \end{aligned}$$

Κατά τα γνωστά, το σύστημα αυτό έχει ένα σημείο ισορροπίας $(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)$ που προκύπτει από την επίλυση του συστήματος

$$\begin{aligned} F_1(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n) &= 0, \\ F_2(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n) &= 0, \\ &\vdots \\ F_n(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n) &= 0, \end{aligned}$$

ή αλλιώς $\mathbf{F}(\xi) = \mathbf{0}$. Το γραμμικοποιημένο σύστημα που προκύπτει είναι το ακόλουθο:

$$\begin{aligned} u'_1 &= \frac{\partial F_1}{\partial x_1}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)u_1 + \frac{\partial F_1}{\partial x_2}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)u_2 + \dots + \frac{\partial F_1}{\partial x_n}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)u_n \\ u'_2 &= \frac{\partial F_2}{\partial x_1}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)u_1 + \frac{\partial F_2}{\partial x_2}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)u_2 + \dots + \frac{\partial F_2}{\partial x_n}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)u_n \\ &\vdots \\ u'_n &= \frac{\partial F_n}{\partial x_1}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)u_1 + \frac{\partial F_n}{\partial x_2}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)u_2 + \dots + \frac{\partial F_n}{\partial x_n}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)u_n \end{aligned}$$

ή αλλιώς $\mathbf{u}' = \mathbf{A}\mathbf{u}$ με τον πίνακα $\mathbf{A} = \left(\frac{\partial F_i}{\partial x_j}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n) \right)$ να είναι ο πίνακας

συντελεστών του συστήματος στο σημείο ισορροπίας $\xi = (\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)$. Το αντίστοιχο του Θεωρήματος 2.2.1 αλλά για n -διαστάσεις είναι το ακόλουθο:

Θεώρημα 2.8.1

Ένα σημείο ισορροπίας του παραπάνω συστήματος είναι ασυμπτωτικά ευσταθές αν όλες οι λύσεις του γραμμικοποιημένου συστήματος σε αυτό το σημείο τείνουν στο μηδέν καθώς $t \rightarrow \infty$. Επίσης, ένα σημείο ισορροπίας είναι ασταθές αν η λύση του είναι μη φραγμένη.

Θεώρημα 2.8.2

Αν όλες οι ιδιοτιμές του πίνακα συντελεστών του παραπάνω συστήματος σε ένα σημείο ισορροπίας $\xi = (\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n)$ έχουν αρνητικό πραγματικό μέρος, τότε το ξ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές (γενίκευση του Θεωρήματος 2.2.3 για n -διαστάσεις).

Σημείωση: η εύρεση των ιδιοτιμών μέσω του χαρακτηριστικού πολυωνύμου για n -διαστάσεις δεν είναι εύκολη υπόθεση, γι' αυτό παραθέτουμε το παρακάτω κριτήριο.

Πρόταση 2.8.1 (κριτήριο Routh - Hurwitz)

Έστω το χαρακτηριστικό πολυώνυμο $\lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + a_2\lambda^{n-2} + \dots + a_{n-1}\lambda + a_n = 0$. Για να έχουν όλες οι ρίζες του αρνητικό πραγματικό μέρος πρέπει:

- Για $n = 2$ $a_1 > 0$, $a_2 > 0$
- Για $n = 3$ $a_1 > 0$, $a_3 > 0$, $a_1a_2 > a_3$
- Για $n = 4$ $a_1 > 0$, $a_2 > 0$, $a_4 > 0$, $a_3(a_1a_2 - a_4) > a_1^2a_4$

Ακόμη όμως και αυτό το κριτήριο γίνεται δύσχρηστο για περισσότερες διαστάσεις.

Έχει παρατηρηθεί ότι τα συστήματα που εμπλέκουν περισσότερους πληθυσμούς είναι περισσότερο ευσταθή από συστήματα π.χ. δύο ειδών. Αυτό έχει βιολογική ερμηνεία. Σε συστήματα στα οποία για παράδειγμα ένας θηρευτής μπορεί να επιλέξει ανάμεσα σε πολλά διαφορετικά είδη θηραμάτων είναι λιγότερο τρωτός στην περίπτωση που εξαφανιστεί ένα είδος θηράματος, από κάποιον άλλο θηρευτή που κυνηγά μόνο το συγκεκριμένο είδος. Για καλύτερη μελέτη θεωρούμε ότι κάθε είδος από μόνο του περιορίζει την ανάπτυξη του μέσω αυτοπεριοριστικών παραγόντων. Επίσης, σε ένα σύστημα τριών ειδών τα είδη ανά δύο αλληλεπιδρούν μεταξύ τους. Έτσι, έχουμε ένα μοντέλο Kolmogorov τριών ειδών όπως το παρακάτω:

$$\begin{aligned} x' &= xf(x, y, z), \\ y' &= yg(x, y, z), \\ z' &= zh(x, y, z). \end{aligned}$$

Αναλυτικά η εξίσωση για το είδος x φαίνεται παρακάτω. Όμοια ισχύουν και για τα υπόλοιπα.

$$\begin{aligned} x' &= x \left[f(x, 0, 0) + x(f(x, y, 0) - f(x, 0, 0)) + x(f(x, y, z) - f(x, y, 0)) \right] \\ x' &= x \left[\underbrace{f(x, 0, 0)}_{\text{αυτοπεριοριστικός παράγον}} + x \underbrace{(f(x, y, z) - f(x, 0, z))}_{\text{αλληλεπίδραση } x, y} + x \underbrace{(f(x, 0, z) - f(x, 0, 0))}_{\text{αλληλεπίδραση } x, z} \right]. \end{aligned}$$

Για να μπορέσουμε να χαρακτηρίσουμε την αλληλεπίδραση (θετική/αρνητική) λαμβάνουμε τις μερικές παραγώγους. Εδώ θα δούμε την αλληλεπίδραση x, y , όμοια είναι και τα υπόλοιπα:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial y} (f(x, y, 0) - f(x, 0, 0)) &= f_y(x, y, 0) \\ &\text{ή} \\ \frac{\partial}{\partial y} (f(x, y, z) - f(x, 0, z)) &= f_y(x, y, z) \end{aligned}$$

τα οποία δεν έχουν αναγκαστικά το ίδιο πρόσημο. Αναλύοντας ένα μοντέλο με περισσότερα από δύο είδη προκύπτουν πολλές περιπτώσεις. Αν για παράδειγμα αναλύσουμε ένα μοντέλο τριών ειδών και παραλείψουμε τις περιπτώσεις της αμοιβαίας συνύπαρξης, μπορούμε να έχουμε μια από τις παρακάτω καταστάσεις: (α) τρία είδη σε ανταγωνισμό, (β) ένας θηρευτής και δύο θηράματα σε ανταγωνισμό, (γ) δύο θηρευτές με ένα κοινό θήραμα, (δ) ένα θήραμα που ο θηρευτής του αποτελεί θήραμα για ένα άλλο θηρευτή υψηλότερου επιπέδου, (ε) δύο είδη σε ανταγωνισμό και ένα τρίτο είδος να είναι θήραμα για ένα από αυτά, (στ) δύο είδη σε ανταγωνισμό και ένα τρίτο είδος να είναι θηρευτής για ένα από αυτά. Όλα αυτά είναι αρκετά πολύπλοκα στο χειρισμό τους, έτσι θα ήταν σκόπιμη μία απλούστευση. Αντί να μετράμε τη συμπεριφορά ενός είδους επακριβώς μπορούμε να αρκεστούμε στο να καθορίσουμε απλά και μόνο την επιβίωση ή την εξαφάνιση ενός είδους κάτω από

δεδομένες συνθήκες. Έτσι, για ένα πληθυσμό $x(t)$ μας αρκεί να ισχύει η παρακάτω **συνθήκη επιβίωσης**: $\liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) > 0$ (λεπτομερέστερη ανάλυση υπάρχει στο Παράρτημα Β).

Θα εξετάσουμε τώρα τι συμβαίνει σε ένα σύστημα n -ειδών όταν εισβάλει σε αυτό άλλο ένα είδος. Το $n+1$ -σύστημα που θα προκύψει είναι το ακόλουθο:

$$\begin{aligned}x'_1 &= x_1 F_1(x_1, x_2, \dots, x_n, 0), \\x'_2 &= x_2 F_2(x_1, x_2, \dots, x_n, 0), \\&\vdots \\x'_n &= x_n F_n(x_1, x_2, \dots, x_n, 0), \\y' &= yG(x_1, x_2, \dots, x_n, y),\end{aligned}$$

με σημείο ισορροπίας $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n, 0)$. Οι ιδιοτιμές που προκύπτουν είναι αυτές του συστήματος n -εξισώσεων (που θεωρούμε ότι δίνουν ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας) συν τη νέα που προέκυψε από την τελευταία εξίσωση. Αν $G(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n, 0) < 0$ τότε το $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n, 0)$ είναι και αυτό ασυμπτωτικά ευσταθές, όλες οι τροχιές τείνουν προς αυτό και έτσι το νέο είδος δεν επιβιώνει. Αν $G(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n, 0) > 0$ (δηλαδή έχουμε θετική ιδιοτιμή) το σημείο ισορροπίας είναι ασταθές. Αυτό εξασφαλίζει εν μέρει την επιβίωση του νέου είδους. Για να καταλήξουμε στο συμπέρασμα ότι το νέο είδος επιβίωσε πρέπει το $G(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n, 0)$ να είναι θετικό σε κάθε ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n, 0)$ του συστήματος. Τέλος για να έχουμε πλήρη μελέτη του συστήματος $n+1$ -ειδών πρέπει να θεωρήσουμε με τη σειρά κάθε ένα από τα $n+1$ -είδη ως είδος εισβολέα. Αν καταλήξουμε για όλα στο αποτέλεσμα ότι το είδος εισβολέας επιβιώνει τότε μπορούμε να συμπεράνουμε ότι τα $n+1$ -είδη τελικά θα συνυπάρξουν.

Παράδειγμα 6

Στο παράδειγμα αυτό θα μελετήσουμε τη συμπεριφορά ενός συστήματος τριών ειδών το οποίο αποτελείται από δύο θηρευτές που ανταγωνίζονται για ένα κοινό θήραμα. Ας θεωρήσουμε ένα μοντέλο Rosenzweig – MacArthur τριών ειδών:

$$\begin{aligned}x' &= xf(x) - xy_1\varphi_1(x) - xy_2\varphi_2(x), \\y'_1 &= y_1(c_1x\varphi_1(x) - e_1), \\y'_2 &= y_2(c_2x\varphi_2(x) - e_2),\end{aligned}$$

όπου x είναι ο πληθυσμός του θηράματος και y_1, y_2 οι πληθυσμοί των θηρευτών του. Για να έχουμε συνύπαρξη στο σύστημα των τριών ειδών πρέπει να έχουμε συνύπαρξη στα δύο υποσυστήματα δύο ειδών $x - y_1$ (απουσία του y_2) και $x - y_2$ (απουσία του y_1). Το σύστημα $x - y_1$ μοντελοποιείται ως εξής:

$$\{x' = xf(x) - xy_1\varphi_1(x) \quad , \quad y'_1 = y_1(c_1x\varphi_1(x) - e_1)\}.$$

Για να συνυπάρξουν τα δύο είδη πρέπει για το σημείο ισορροπίας να ισχύει $x = J_1$, $c_1J_1\varphi_1(J_1) = e_1$, και $y_1 = f(J_1)/\varphi_1(J_1)$ όπου J_1 είναι ο ελάχιστος πληθυσμός του x που επιτρέπει στο y_1 να επιβιώσει. Τότε, μπορούμε να θεωρήσουμε ότι το είδος y_2 εισβάλλει στο σύστημα και μπορεί να επιβιώσει μόνο αν $c_2J_1\varphi_2(J_1) > e_2$.

Όμοια για το μοντέλο $x - y_2$ έχουμε:

$$\left\{ x' = xf(x) - xy_2\varphi_2(x) \quad , \quad y_2' = y_2(c_2x\varphi_2(x) - e_2) \right\}$$
 που για να συνυπάρξουν στο σημείο ισορροπίας πρέπει να ισχύει $x = J_2$, $c_2J_2\varphi_2(J_2) = e_2$ και $y_2 = f(J_2)/\varphi_2(J_2)$ όπου J_2 είναι ο ελάχιστος πληθυσμός του x που επιτρέπει στο y_2 να επιβιώσει. Τότε μπορούμε να θεωρήσουμε αντιστοίχως με πριν ότι το είδος y_1 εισβάλλει στο σύστημα και μπορεί να επιβιώσει μόνο εφόσον $c_1J_2\varphi_1(J_2) > e_1$. Λόγω του ότι η λειτουργική ανταπόκριση του θηρευτή είναι συνάρτηση αύξουσα, από τις παραπάνω σχέσεις προκύπτει ότι $J_2 > J_1$ και $J_1 > J_2$ πράγμα αδύνατο. Άρα καταλήγουμε στο συμπέρασμα ότι δεν μπορούν και τα δύο είδη θηρευτές να συνυπάρξουν και να επιβιώσουν.

Κεφάλαιο 3^ο Αποκοπή τμήματος πληθυσμού (harvesting)

Πηγές μας στο κεφάλαιο αυτό είναι το σύγγραμμα [1], [5], [15], [16].
Τα σχήματα του κεφαλαίου προέρχονται από το [1].

3.1 Δύο λόγια για την αποκοπή τμήματος πληθυσμού (harvesting)

Στο κεφάλαιο αυτό θα μελετήσουμε τις επιπτώσεις που έχει αυτή η μέθοδος στους πληθυσμούς διαφόρων ειδών είτε αυτά βρίσκονται σε ανταγωνισμό είτε πρόκειται για θηρευτή και θήραμα. Έστω ότι ένας πληθυσμός περιγράφεται από την εξίσωση $x' = f(x)$ και υπόκειται σε αποκοπή ενός μέρους του $h(t)$, τότε η νέα εξίσωση που θα περιγράφει αυτό τον πληθυσμό θα είναι: $x' = f(x) - h(t)$. Οι λόγοι για τους οποίους γίνεται αυτή η αποκοπή ποικίλουν. Σε ένα πυκνό δάσος με έλατα για παράδειγμα θα ήταν ίσως σκόπιμο κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες να κοπούν μερικά από τα νέα δεντράκια που μόλις φύτρωσαν έτσι ώστε να δοθεί χώρος στα υπόλοιπα για να μπορέσουν να έχουν πρόσβαση στον ήλιο, στα θρεπτικά συστατικά του εδάφους κ.τ.λ. και να αναπτυχθούν. Ένα άλλο παράδειγμα θα μπορούσε να είναι η αφαίρεση (αλίευση) ενός αριθμού ψαριών από ένα είδος μέσα σε μια τεχνητή λίμνη αν αυτό το είδος είναι υπεράριθμο και δεν επιτρέπει στα υπόλοιπα είδη να επιβιώσουν. Υπάρχουν δύο μέθοδοι αποκοπής:

- Η αποκοπή σταθερής απόδοσης (constant yield harvesting) ή σταθερού ρυθμού. Σε αυτή, το ρόλο της συνάρτησης $h(t)$ παίζει μια σταθερά H και η συνάρτηση παίρνει τη μορφή $x' = f(x) - H$. Αυτός ο τρόπος χρησιμοποιείται όταν ο αριθμός αποκοπής είναι γνωστός εκ των προτέρων. Για παράδειγμα σε κάθε κυνηγετική περίοδο, κάθε κυνηγός έχει δικαίωμα να σκοτώσει ένα συγκεκριμένο αριθμό ελαφιών.
- Η αποκοπή συναρτήσεως του πληθυσμού (constant effort harvesting). Σε αυτή, το ρόλο του $h(t)$ παίζει μία συνάρτηση $Ex(t)$ που εξαρτάται από το μέγεθος του εκάστοτε πληθυσμού. Έτσι η εξίσωση γίνεται: $x' = f(x) - Ex$. Αυτός ο τρόπος χρησιμοποιείται όταν θέλουμε να δείξουμε την αναλογία ανάμεσα στην προσπάθεια (effort) που απαιτείται από ένα θηρευτή για να πιάσει το θήραμά του και στον υπάρχοντα πληθυσμό του θηράματος. Για παράδειγμα οι ψαράδες πρέπει να καταβάλουν πολλή μεγαλύτερη προσπάθεια για να ψαρέψουν ένα συγκεκριμένο είδος ψαριού αν αυτό το είδος αριθμεί λίγα μέλη.

3.2 Αποκοπή τμήματος πληθυσμού για δύο είδη σε ανταγωνισμό

Σε αυτή τη παράγραφο θα μελετήσουμε την αποκοπή τμήματος πληθυσμού του ενός είδους, για ένα σύστημα δύο ειδών τα οποία βρίσκονται σε ανταγωνισμό. Η αποκοπή μπορεί να είναι σταθερής απόδοσης ή συναρτήσεως του πληθυσμού. Θα δούμε πρώτα την αποκοπή συναρτήσεως του πληθυσμού. Το μοντέλο είναι το ακόλουθο (για γραμμικό ρυθμό ανάπτυξης):

$$\begin{aligned}x' &= x(\lambda - ax - by) - Ex, \\y' &= y(\mu - cx - dy),\end{aligned}$$

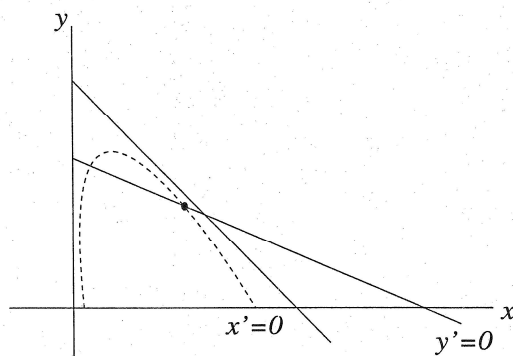
όπου ο όρος $-Ex$ αναπαριστά αυτή ακριβώς την αφαίρεση ενός αριθμού ατόμων από το συνολικό πληθυσμό του είδους x ενώ επίσης φαίνεται ότι αυτή η αφαίρεση δεν είναι ένας αυθαίρετος αριθμός αλλά εξαρτάται από το μέγεθος του πληθυσμού (το μοντέλο είναι το ίδιο με αυτό χωρίς αποκοπή, αν στη θέση του λ θεωρήσουμε το $\lambda - E$). Δύο σημεία ισορροπίας είναι το $(K(E), 0) = \left(\frac{\lambda - E}{a}, 0\right)$ και το $(0, M) = \left(0, \frac{\mu}{d}\right)$. Στην παράγραφο 2.5 είχαμε διακρίνει τέσσερις περιπτώσεις για το

σημείο ισορροπίας (x_∞, y_∞) όπου είτε επιβίωσε μόνο το ένα είδος είτε είχαμε συνύπαρξη. Αποδεικνύεται ότι με τη χρήση της μεθόδου αποκοπής πληθυσμού αυτές οι περιπτώσεις μπορούν να μεταβληθούν. Έτσι, η περίπτωση της συνύπαρξης των δύο ειδών μπορεί να μεταβληθεί σε εξαφάνιση του είδους x , η περίπτωση επιβίωσης του ενός είδους μπορεί να μεταβληθεί επίσης σε εξαφάνιση του είδους x , και τέλος, η περίπτωση εξαφάνισης του είδους y μπορεί να μεταβληθεί σε συνύπαρξη των δύο ειδών ή σε επιβίωση του ενός είδους και στη συνέχεια σε εξαφάνιση του είδους x . Ανάλογα συμπεράσματα ισχύουν και αν ο ρυθμός ανάπτυξης δεν είναι γραμμικός.

Ας δούμε τώρα την περίπτωση της αποκοπής σταθερής απόδοσης. Το μοντέλο είναι το ακόλουθο:

$$\begin{aligned}x' &= x(\lambda - ax - by) - H, \\y' &= y(\mu - cx - dy),\end{aligned}$$

όπου αυτή τη φορά ο όρος $-H$ αναπαριστά την αφαίρεση ενός αριθμού ατόμων από το συνολικό πληθυσμό του είδους x . Εδώ φαίνεται ότι αυτή η αφαίρεση είναι στατική δηλαδή ο αριθμός των ατόμων που θα αποκοπούν δεν εξαρτάται από τον εκάστοτε πληθυσμό. Σε αυτή την περίπτωση όμως, η γραφική παράσταση της $x' = 0$ δεν είναι ευθεία γραμμή αλλά παραβολή που έχει ασύμπτωτες τις $x = 0$ και $ax + by = \lambda$. Παρατηρούμε ότι όσο το H αυξάνεται, τόσο η $x' = 0$ απομακρύνεται από τις ασύμπτωτες (σχήμα 11).



Σχήμα 11

Παράδειγμα 1

Να ερευνηθεί πως αντιδρά το παρακάτω σύστημα σε αποκοπή τμήματος πληθυσμού συναρτήσει του πληθυσμού x :

$$\begin{aligned}x' &= x(100 - 4x - y), \\y' &= y(60 - x - y).\end{aligned}$$

Το σύστημα αυτό έχει χρησιμοποιηθεί ξανά στο παράδειγμα 3 του κεφαλαίου 2. Από εκεί έχουμε ότι το σημείο ισορροπίας του μη αποκομμένου συστήματος είναι το $(20, 20)$, το οποίο εκφράζει συνύπαρξη των δύο ειδών. Χρησιμοποιώντας τώρα την παραπάνω μέθοδο αποκοπής προκύπτει το σύστημα:

$$x' = x(100 - 4x - y) - Ex,$$

$$y' = y(60 - x - 2y),$$

του οποίου το σημείο ισορροπίας δίνεται από τις εξισώσεις: $4x + y = 100 - E$,

$x + 2y = 60$ και είναι το $\left(20 - \frac{2E}{7}, 20 + \frac{E}{7}\right)$. Παρατηρούμε ότι για $E = 70$ το σημείο

ισορροπίας είναι το $(0, 30)$ από το οποίο φαίνεται καθαρά ότι το είδος x εξαφανίστηκε. Δηλαδή η αποκοπή τμήματος πληθυσμού οδήγησε στην εξάλειψη του είδους στο οποίο έγινε η αποκοπή και βοήθησε το άλλο είδος να επικρατήσει.

Παράδειγμα 2

Να μελετηθεί πως αντιδρά το σύστημα του προηγούμενου παραδείγματος σε αποκοπή σταθερής απόδοσης του είδους x .

Όπως και πριν το σημείο ισορροπίας του αρχικού συστήματος είναι το $(20, 20)$ και τα είδη συνυπάρχουν. Το αποκομμένο σύστημα θα έχει την παρακάτω μορφή:

$$x' = x(100 - 4x - y) - H,$$

$$y' = y(60 - x - 2y),$$

όπου το σημείο ισορροπίας δίνεται από τις εξισώσεις $x(100 - 4x - y) = H$, $x + 2y = 60$. Με επίλυση της δεύτερης ως προς x έχουμε $x = 60 - 2y$ και με αντικατάσταση στην πρώτη, μετά από πράξεις προκύπτει η δευτεροβάθμια εξίσωση

$y^2 - 50y + \left(600 + \frac{H}{14}\right) = 0$. Η διακρίνουσά της είναι $\Delta = 100 - \frac{2H}{7}$. Και αν

$\Delta > 0 \Leftrightarrow H < 350$ τότε η εξίσωση έχει δύο λύσεις: $y_{1,2} = 25 \pm \sqrt{25 - H/14}$. Για $H = 0$ έχουμε δύο σημεία ισορροπίας, το $(20, 20)$ και το $(0, 30)$. Καθώς το H θα αυξάνεται, τα σημεία ισορροπίας θα κινούνται πάνω στην ευθεία $x + 2y = 60$ μέχρι που θα γίνουν ένα για $H = 350$ ($\Delta = 0$).

3.3 Αποκοπή τμήματος πληθυσμού για συστήματα θηρευτή – θηράματος

Σε αυτό το κεφάλαιο θα μελετήσουμε την αποκοπή τμήματος πληθυσμού των θηρευτών. Είναι δυνατόν όμως να γίνει και μελέτη αυτού του συστήματος για αποκοπή τμήματος του θηράματος έτσι ώστε να μελετηθούν οι επιπτώσεις αυτής της αποκοπής στους θηρευτές. Για το μοντέλο Rosenzweig – MacArthur η αποκοπή συναρτήσει του πληθυσμού μοντελοποιείται ως εξής:

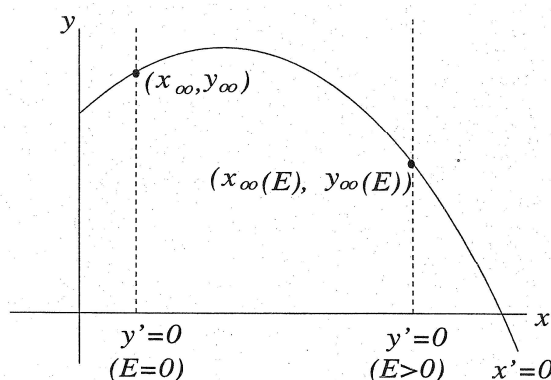
$$x' = xf(x) - xy\phi(x),$$

$$y' = y(cx\phi(x) - e) - Ey,$$

ενώ για το γενικότερο μοντέλο Kolmogorov είναι:

$$\begin{aligned}x' &= xf(x, y), \\y' &= yg(x) - Ey,\end{aligned}$$

όπου θεωρήσαμε ότι ο κατά κεφαλήν ρυθμός ανάπτυξης των θηρευτών δεν εξαρτάται από τον πληθυσμό τους αλλά μόνο από τον πληθυσμό των θηραμάτων. Για δοσμένο μοντέλο, το E που μεγιστοποιεί την απόδοση δίνεται αν λύσουμε την εξίσωση $\frac{d}{dE}(Ey_\infty) = E \frac{dy_\infty}{dE} + y_\infty = 0$ και υπολογίσουμε για αυτό το E την ποσότητα $Ey_\infty(E)$. Όπως φαίνεται από το σχήμα 12, το αποτέλεσμα της αποκοπής είναι το εξής: η καμπύλη $x' = 0$ τεμνόταν με την ευθεία $y' = 0$ σε ένα σημείο (x_∞, y_∞) πριν το μέγιστο της $x' = 0$ στο μη αποκομμένο μοντέλο, με αποτέλεσμα αυτό το σημείο ισορροπίας να είναι ασταθές. Στο αποκομμένο όμως μοντέλο, το νέο σημείο ισορροπίας $(x_\infty(E), y_\infty(E))$ τέμνει τη $x' = 0$ μετά το μέγιστό της με αποτέλεσμα αυτό το σημείο να γίνεται ευσταθές.



Σχήμα 12

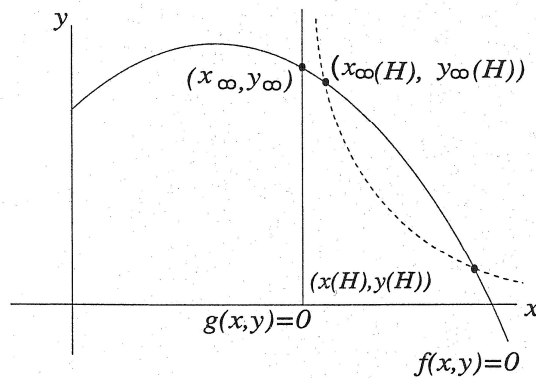
Αν τώρα θεωρήσουμε αποκοπή σταθερής απόδοσης για το μοντέλο Rosenzweig – MacArthur θα έχουμε:

$$\begin{aligned}x' &= xf(x) - xy\varphi(x), \\y' &= y(cx\varphi(x) - e) - H,\end{aligned}$$

ενώ για το μοντέλο Kolmogorov έχουμε:

$$\begin{aligned}x' &= xf(x, y), \\y' &= yg(x) - H.\end{aligned}$$

Έτσι έχουμε δύο καμπύλες, όπως φαίνεται και στο σχήμα 13. Την $f(x, y) = 0$ και την $y(cx\varphi(x) - e) = H$ που τέμνονται σε δύο σημεία ισορροπίας $(x_\infty(H), y_\infty(H))$. Καθώς όμως το H αυξάνει, τα δύο αυτά σημεία πλησιάζουν και τελικά γίνονται ένα. Αυτή είναι η στιγμή που οι δύο καμπύλες εφάπτονται και τότε έχουμε τη μεγαλύτερη τιμή που μπορεί να πάρει το H και είναι $H_{\max} = \max_{f(x,y)=0} yg(x)$. Από αυτό το σημείο και έπειτα, αν το H μεγαλώσει κι άλλο δεν θα υπάρχουν σημεία ισορροπίας στο πρώτο τεταρτημόριο και αυτό συνεπάγεται εξαφάνιση του θηρευτή.



Σχήμα 13

Αποδεικνύεται ότι όλες οι λύσεις είναι φραγμένες. Έτσι, κάθε λύση είτε τείνει στο σημείο ισοροπίας, είτε τείνει σε ένα οριακό κύκλο είτε τέλος πλησιάζει τον άξονα x' σε πεπερασμένο χρόνο. Αν συμβεί βέβαια το τελευταίο καταλαβαίνουμε ότι το σύστημα έχει καταρρεύσει. Για να μελετήσουμε την ευστάθεια του σημείου ισοροπίας φτιάχνουμε τον πίνακα συντελεστών του συστήματος:

$$A = \begin{pmatrix} x_{\infty} f_x(x_{\infty}, y_{\infty}) & x_{\infty} f_y(x_{\infty}, y_{\infty}) \\ y_{\infty} g_x(x_{\infty}, y_{\infty}) & g(x_{\infty}, y_{\infty}) + y_{\infty} g_y(x_{\infty}, y_{\infty}) \end{pmatrix}. \text{ Αν } \det A < 0 \text{ τότε το } (x_{\infty}, y_{\infty})$$

είναι σημείο σάγματος ενώ αν $\det A > 0$ τότε το (x_{∞}, y_{∞}) είναι είτε κόμβος είτε σπειροειδές σημείο το οποίο αν $\text{tr}A > 0$ είναι ασταθές ενώ αν $\text{tr}A < 0$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.

Κατά τη μελέτη του συστήματος εμφανίζονται οι εξής δύο περιπτώσεις: α) «**καλή περίπτωση**»: σε αυτή αποδεικνύεται ότι υπάρχει μία φραγμένη περιοχή συνύπαρξης των δύο ειδών και όλες οι τροχιές που ξεκινούν μέσα σε αυτή, καταλήγουν είτε στο σημείο ισοροπίας $(x_{\infty}(H), y_{\infty}(H))$ είτε σε ένα οριακό κύκλο γύρω από αυτό και β) «**κακή περίπτωση**»: σε αυτή αποδεικνύεται ότι είτε δεν υπάρχει καθόλου περιοχή συνύπαρξης των δύο ειδών είτε υπάρχει μία ασταθής περιοδική τροχιά γύρω από το ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισοροπίας. Καθώς το H αυξάνεται είναι πιθανό να περάσουμε από την καλή στην κακή περίπτωση. Για $H = 0$ δεν υπάρχει αποκοπή και το σύστημα πρέπει να βρίσκεται στην καλή περίπτωση. Τέλος, για H κοντά στο H_c (το οποίο θα επεξηγήσουμε αμέσως μετά) πρέπει να αποφασίσουμε αν το σύστημα βρίσκεται στην καλή ή την κακή περίπτωση και σε αυτό μας βοηθάει το επόμενο θεώρημα.

Θεώρημα 3.3.1

Έστω ότι $\text{tr}A(x_{\infty}(H_c), y_{\infty}(H_c)) \neq 0$. Τότε για $H < H_c$ αλλά H αρκετά κοντά στο H_c το σύστημα είναι στην καλή περίπτωση αν $(x_{\infty}(H_c), y_{\infty}(H_c))$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, δηλαδή αν $\text{tr}A(x_{\infty}(H_c), y_{\infty}(H_c)) < 0$ ενώ είναι στην κακή περίπτωση αν $(x_{\infty}(H_c), y_{\infty}(H_c))$ ασταθές, δηλαδή αν $\text{tr}A(x_{\infty}(H_c), y_{\infty}(H_c)) > 0$.

Είδαμε λοιπόν εδώ ότι η τιμή H_c είναι η μέγιστη που μπορεί να δοθεί στο H έτσι ώστε να έχουμε συνύπαρξη των δύο ειδών. Είδαμε όμως ακόμη ότι πολλές φορές, όταν βρισκόμαστε στην κακή περίπτωση τιμές μικρότερες του H_c οδηγούν το

σύστημα σε κατάρρευση. Έτσι, μπορούμε να πούμε ότι στην πραγματικότητα υπάρχει μία τιμή $H^* < H_c$ για την οποία μπορούμε να εγγυηθούμε ότι πάντα υπάρχει συνύπαρξη των δύο ειδών όταν διαλέξουμε $H < H^*$.

3.4 Διακοπτόμενη αποκοπή τμήματος πληθυσμού

Μία διαφορετική μέθοδος αποκοπής τμήματος πληθυσμού για το μοντέλο θηρευτής – θήραμα είναι αυτή που θα μελετήσουμε σε αυτή την παράγραφο και ονομάζεται ασυνεχής ή διακοπτόμενη αποκοπή τμήματος πληθυσμού (intermittent harvesting). Σε αυτή, το ποσοστό της αποκοπής εξαρτάται από τον χρόνο και το μαθηματικό μοντέλο είναι το εξής:

$$\begin{aligned}x' &= xf(x, y), \\y' &= yg(x, y) - u(t),\end{aligned}$$

όπου υποθέτουμε ότι $0 \leq u(t) \leq H$. Σκοπός μας είναι να διαλέξουμε το κατάλληλο $u(t)$ έτσι ώστε να μεγιστοποιήσουμε σε μακροχρόνιο επίπεδο τη μέση «σοδειά»

(yield) που θα προκύψει από την αποκοπή και έχει τύπο $Y = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t u(\tau) d\tau$. Πρέπει

όμως το $u(t)$ που θα επιλέξουμε να είναι τέτοιο ώστε το σύστημα να μην καταρρεύσει, έτσι, θα πρέπει $x(t) > 0$, $y(t) > 0$, για $0 \leq t < \infty$. Το παραπάνω πρόβλημα έτσι όπως παρουσιάζεται είναι ένα πρόβλημα βέλτιστου ελέγχου με αντικειμενική συνάρτηση $Y(u)$. Για να είναι πιο κατανοητή η μελέτη μας, δίνονται οι παρακάτω ορισμοί:

Ορισμός 3.4.1

Έστω ένα σύστημα διαφορικών εξισώσεων:

$$x' = f(x, u) \quad (1),$$

με $x \in \mathbb{R}^n$, $u \in \mathbb{R}^p$ μία παράμετρος ελέγχου και f μια συνεχής συνάρτηση, συνεχώς διαφορίσιμη ως προς x . Έστω επίσης ένα σύνολο U αποδεκτών τιμών της παραμέτρου ελέγχου u στο χώρο \mathbb{R}^p , δύο σημεία $x^0, x^1 \in \mathbb{R}^n$ και ένας δοσμένος αρχικός χρόνος t_0 . Το παραπάνω πρόβλημα ονομάζεται *πρόβλημα βέλτιστου ελέγχου ή βελτιστοποίησης*.

Ορισμός 3.4.2

Κάθε συνάρτηση $u(t)$, $t_0 \leq t \leq t_1$ με τιμές στο U ονομάζεται *αποδεκτός έλεγχος*. Ο αποδεκτός έλεγχος αντιστοιχίζει τιμές από το x^0 στο x^1 όταν η αντίστοιχη λύση του συστήματος (1) ικανοποιεί την αρχική συνθήκη $x(t_0) = x^0$, $\forall t \in [t_0, t_1]$ και επίσης ισχύει ότι $x(t_1) = x^1$.

Ορισμός 3.4.3

Από όλους του αποδεκτούς ελέγχους ζητείται ο βέλτιστος έλεγχος $u^*(t)$ τέτοιος ώστε η συνάρτηση:

$$J = \int_{t_0}^{t_1} f^0(x(t), u(t)) dt \quad (2),$$

με $x(t)$ να είναι λύση του (1), αρχική συνθήκη $x(t_0) = x^0$ και $x(t_1) = x^1$, να γίνεται ελάχιστη.

Το πρόβλημα έγγυται στο να βρούμε ένα ζευγάρι $u^*(t)$, $x^*(t)$ του (1). Έστω $H(\psi, x, u) = (\psi, f(x, u))$ η χαμιλτονιανή των μεταβλητών ψ, x, u όπου $\psi = (\psi_0, \psi^1) \in \mathbb{R}^{n+1}$, $\psi_0 \in \mathbb{R}^1$, $\psi^1 \in \mathbb{R}^n$, $f = (f^0, f)$. Στην $H(\psi, x, u)$ αντιστοιχεί ένα σύστημα :

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\partial H}{\partial \psi}, \quad \frac{\partial \psi}{\partial t} = -\frac{\partial H}{\partial x} \quad (3).$$

Έστω τέλος $M(\psi, x) = \sup\{H(\psi, x, u) : u \in U\}$.

Πρόταση 3.4.1

Η αρχή της βελτιστοποίησης του Pontryagin είναι η ακόλουθη: Αν $u^*(t)$, $x^*(t)$, $t \in [t_0, t_1]$ είναι λύση του προβλήματος βελτιστοποίησης (1) και (2) ($x^0 \rightarrow x^1, u \in U$) τότε υπάρχει μια συνεχής μη μηδενική συνάρτηση $\psi(t)$ τέτοια ώστε $\psi(t)$, $x^*(t)$, $u^*(t)$ να ικανοποιούν το (3) στο $[t_0, t_1]$. Έτσι, για σχεδόν όλα τα $t \in [t_0, t_1]$ η $H(\psi(t), x^*(t), u^*(t))$ φτάνει το μέγιστό της, δηλαδή:

$$H(\psi(t), x^*(t), u^*(t)) = M(\psi(t), x^*(t), u^*(t)) \quad (4).$$

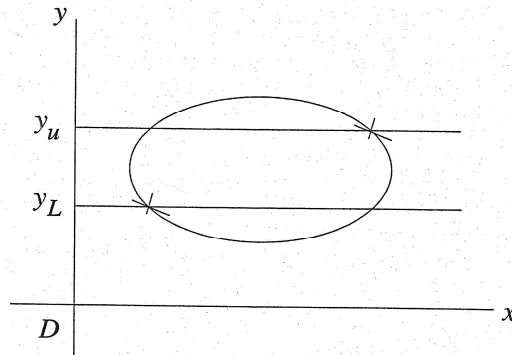
Επίσης, στο t_1 $M(\psi(t_1), x(t_1)) = 0$, $\psi_0(t_1) \leq 0$.

Ορισμός 3.4.4

Στη θεωρία ελέγχου, ο έλεγχος bang – bang ή έλεγχος υστέρησης είναι ένας έλεγχος ανάδρασης που αλλάζει απότομα ανάμεσα σε δύο καταστάσεις. Ένα τέτοιο παράδειγμα προσφέρει η συνάρτηση Heaviside.

Ας επιστρέψουμε τώρα στη διακοπτόμενη αποκοπή πληθυσμού. Από την αρχή της βελτιστοποίησης του Pontryagin προκύπτει ότι το πρόβλημά μας είναι πρόβλημα ελέγχου bang – bang που παίρνει τιμές $u = 0$ και $u = H$. Αν ο βέλτιστος έλεγχος κάνει πεπερασμένο αριθμό εναλλαγών ανάμεσα στις καταστάσεις $u = 0$ και $u = H$ τότε θα πρέπει $u = H$ για όλα τα t που είναι αρκετά μεγάλα και αυτό με τη σειρά του δείχνει ότι $Y = H$. Δηλαδή, μπορούμε να επιτύχουμε ένα επίπεδο «σοδειάς» H για κάθε $H \leq H_c$. Αν τώρα γίνονται άπειρες εναλλαγές ανάμεσα στις δύο τιμές τότε θα ήταν καλό για τη μελέτη μας να ορίσουμε τα σημεία στα οποία γίνονται αυτές οι αλλαγές. Μία απλή μέθοδος είναι να ορίσουμε άνω και κάτω όριο y_U και y_L αντίστοιχα για τον πληθυσμό των θηρευτών. Η διαδικασία είναι η εξής: για $t = 0$ ξεκινάμε με $y = y_L$ και $u = 0$. Αλλάζουμε από $u = 0$ σε $u = H$ κάθε φορά που

$y > y_U$ ενώ αλλάζουμε από $u = H$ σε $u = 0$ κάθε φορά που $y < y_L$. Από αριθμητικές μεθόδους προκύπτει ότι πάντα έχουμε τη δυνατότητα να επιλέξουμε τις παραμέτρους H , y_U , y_L τέτοιες ώστε $Y \approx H_c$. Ακόμη και στην περίπτωση που το H_c είναι ασταθές η τροχιά τείνει να είναι περιοδική και έτσι έχουμε δύο εναλλαγές ανά κύκλο (σχήμα 14).



Σχήμα 14

Αν δεν έχουμε πρόβλημα περιορισμού του $u(t)$ τότε χρησιμοποιούμε την ακαριαία αποκοπή πληθυσμού (instantaneous harvest). Σε αυτό το μοντέλο χρησιμοποιούμε το μη αποκομμένο σύστημα μαζί με τις τιμές y_U και y_L ορισμένες όπως και πριν. Όταν $y(t) = y_U$ αφαιρούμε $y_U - y_L$ θηρευτές έτσι ώστε να έχουμε και πάλι $y(t) = y_L$ και το σύστημα ξαναρχίζει από την ίδια τιμή του x . Για την ακαριαία αποκοπή ισχύει το παρακάτω θεώρημα:

Θεώρημα 3.4.1

Έστω y_L αρκετά μικρό έτσι ώστε η γραμμή $y = y_L$ και η καμπύλη $f(x, y) = 0$ να τέμνονται. Αν $y_U > y_L$ αλλά y_U αρκετά κοντά στο y_L τότε η διαδικασία της ακαριαίας αποκοπής τμήματος πληθυσμού συγκλίνει σε μία περιοδική τροχιά η οποία αποτελείται από τη λύση του συστήματος $x' = xf(x, y)$ και $y' = yg(x, y)$ από το σημείο (x_0, y_L) έως το (x_0, y_U) και ένα κάθετο ευθύγραμμο τμήμα από το (x_0, y_U) έως το (x_0, y_L) .

3.5 Η οικονομική όψη της αποκοπής τμήματος πληθυσμού

Η ενσωμάτωση των οικονομικών στον κλάδο των μαθηματικών που ασχολείται με την αποκοπή τμήματος πληθυσμού οδήγησε στη δημιουργία ενός νέου αντικειμένου: της βιοοικονομίας. Η αλιεία είναι από τους τομείς που βρίσκει μεγάλη εφαρμογή η βιοοικονομία με σκοπό τη βελτιστοποίηση του κέρδους από τη μία αλλά και τη μη εξάλειψη του πληθυσμού που αλιεύεται από την άλλη. Ας θεωρήσουμε λοιπόν ένα παράδειγμα αλιείας όπου όλοι έχουν απεριόριστη πρόσβαση και όπου η εκμετάλλευση του θαλάσσιου πλούτου δεν υπόκειται σε κανένα έλεγχο. Εδώ πρέπει να τονίσουμε ότι το παράδειγμα αυτό δεν είναι απόλυτα ρεαλιστικό διότι αν και οι ψαράδες από μόνοι τους πολλές φορές κάνουν κατάχρηση του πλούτου, η μεγάλη εκμετάλλευση έχει οδηγήσει τις αρχές στο να επιβάλλουν κανόνες σε πολλές

περιπτώσεις. Έστω y ο πληθυσμός των ψαριών ο οποίος περιγράφεται από μία πρώτης τάξεως διαφορική εξίσωση και υφίσταται αποκοπή τμήματός του (συναρτήσει του πληθυσμού): $y' = F(y) - Ey$. Η «σοδειά» ή το ποσό των ψαριών που αλιεύονται στη μονάδα του χρόνου είναι $Y(E) = Ey$ ενώ ένα σημείο ισορροπίας που έχει άμεση σχέση με την «προσπάθεια» E που καταβάλλεται είναι το $y_\infty = y_\infty(E)$ και δίνεται από τη σχέση $F(y_\infty) = Ey_\infty$ για $0 \leq E \leq E^* = F'(0)$.

Ορισμός 3.5.1

Το γράφημα «σοδειάς» - «προσπάθειας» (yield - effort) αποτελείται από την καμπύλη της «σοδειάς» και την ευθεία $y = Ex$. Σε περίπτωση αμοιβής ή αποζημίωσης (compensation) η καμπύλη της «σοδειάς» αυξάνεται όσο αυξάνεται η «προσπάθεια» και φτάνει σε ένα μέγιστο σημείο που ονομάζεται *μέγιστη επιτρεπόμενη σοδειά (ΜΕΣ)* (*maximum sustainable yield MSY*) και ύστερα μειώνεται έως ότου να φτάσει το μηδέν για $E = f'(0)$.

Παράδειγμα 3

Έστω ότι ο πληθυσμός των ψαριών περιγράφεται από τη λογιστική εξίσωση $F(y) = ry \left(1 - \frac{y}{K}\right)$ όπου K η φέρουσα ικανότητα. Θέλουμε να μελετήσουμε την ΜΕΣ. Από τα παραπάνω, έχουμε:

$$F(y_\infty(E)) = Ey_\infty(E) \Leftrightarrow ry_\infty(E) \left(1 - \frac{y_\infty(E)}{K}\right) = Ey_\infty(E) \Leftrightarrow y_\infty(E) = K \left(1 - \frac{E}{r}\right).$$

Έτσι, $Y(E) = Ey_\infty(E) = KE \left(1 - \frac{E}{r}\right)$ και τελικά η ΜΕΣ επιτυγχάνεται λύνοντας την

εξίσωση $\frac{dY}{dE} = 0$ απ' όπου προκύπτει ότι $E_{\text{ΜΕΣ}} = \frac{r}{2}$, $y(E_{\text{ΜΕΣ}}) = \frac{K}{2}$ και

$$Y(E_{\text{ΜΕΣ}}) = \frac{rK}{4}.$$

Για να έχουμε μία πλήρη οικονομική άποψη για τη μελέτη μας πρέπει να ενσωματώσουμε και το εισόδημα που κερδίζει κάποιος από την αλιεία. Ένας απλουστευμένος τρόπος είναι ο ακόλουθος: έστω C το κόστος από την αλιεία το οποίο θεωρούμε ανάλογο της καταβαλλόμενης προσπάθειας, δηλαδή $C = cE$ και έστω R τα έσοδα από την πώληση των ψαριών τα οποία είναι πολλαπλάσια της αλιευμένης ποσότητας, δηλαδή $R = pY(E)$. Θεωρούμε ακόμη ότι η τιμή πώλησης των ψαριών δεν εξαρτάται από την διαθέσιμη ποσότητα. Τότε, η μέγιστη οικονομική απόδοση υπολογίζεται από τον τύπο $R - C = pY(E) - cE$. Μία βασική αρχή που ακολουθεί τη θεωρία μας είναι ότι στην ανοιχτής πρόσβασης αλιεία η προσπάθεια E τείνει να προσεγγίσει το σημείο ισορροπίας E_∞ που ονομάζεται βιοοικονομικό σημείο ισορροπίας και στο οποίο η μέγιστη οικονομική απόδοση είναι μηδέν, δηλαδή $R = C$. Στην περίπτωση που $E > E_\infty \Leftrightarrow R < C$ οι ψαράδες χάνουν χρήματα, άρα φεύγουν από την αγορά με αποτέλεσμα η συνολική προσπάθεια E να μειώνεται. Από την άλλη, αν $E < E_\infty \Leftrightarrow R > C$ τότε η αλιεία είναι επικερδής και το γεγονός αυτό ενθαρρύνει και άλλους να εισέλθουν στο επάγγελμα, με αποτέλεσμα η συνολική

προσπάθεια E να αυξάνεται. Έτσι πάντα υπάρχει η τάση $E \rightarrow E_\infty$. Μία βέβαια παράμετρος που δε μελετήσαμε αφού είπαμε ότι θα θεωρήσουμε κάποιες απλουστεύσεις στο παράδειγμά μας είναι το κατά πόσο συμφέρει κάποιον να αφήσει το τρέχον επάγγελμά του για να γίνει ψαράς. Αυτό είναι το λεγόμενο κόστος ευκαιρίας και μας δείχνει ότι κάποιος θα κάνει αυτή την κίνηση μόνο όταν το τρέχον επάγγελμά του έχει λιγότερα έσοδα απ' ότι το επάγγελμα του ψαρά τη συγκεκριμένη περίοδο.

Παράδειγμα 4

Έστω το λογιστικό μοντέλο $y' = ry \left(l - \frac{y}{K} \right) - Ey$ που περιγράφει ένα πληθυσμό ψαριών που υφίσταται αποκοπή τμήματος του πληθυσμού του, όπου $R = pY(E) = py_\infty E$ και $C = cE$. Εύκολα βρίσκουμε ότι το σημείο ισορροπίας είναι το $y_\infty = K \left(l - \frac{E}{r} \right)$ άρα $R = pKE \left(l - \frac{E}{r} \right)$. Τώρα μπορούμε να υπολογίσουμε το E_∞ από την εξίσωση $pKE \left(l - \frac{E}{r} \right) = cE$ απ' όπου έχουμε ότι $E_\infty = r \left(l - \frac{c}{pK} \right)$ και ο πληθυσμός που του αντιστοιχεί είναι: $y_\infty = \frac{c}{p}$.

Κεφάλαιο 4^ο Συμβιωτικά συστήματα τριών ειδών

Πηγές μας σε αυτό το κεφάλαιο αποτελούν τα συγγράμματα [10], [11].
Τα σχήματα του κεφαλαίου προέρχονται από το [10].

4.1 Εισαγωγή

Όπως ήδη αναφέραμε στο κεφάλαιο 2, συμβίωση - συνύπαρξη δύο ειδών έχουμε όταν η παρουσία ενός είδους αυξάνει τον κατά κεφαλήν ρυθμό ανάπτυξης του άλλου είδους και μπορεί να παρουσιαστεί σε ένα σύστημα ή μία περιοχή με διάφορους τρόπους όπως π.χ. η αναγκαστική και η προαιρετική συμβίωση. Ωστόσο, τα μοντέλα συμβίωσης δύο ειδών μπορούν να περιγράψουν μόνο ένα μικρό ποσοστό από το ευρύ φάσμα περιπτώσεων συμβίωσης που μπορούμε να συναντήσουμε. Οι John F. Addicott και H. I. Freedman παρουσίασαν δύο μοντέλα τριών ειδών τα οποία περιλαμβάνουν συμβίωση ανάμεσα σε δύο από αυτά. Το ένα μοντέλο περιλαμβάνει αλληλεπίδραση ανάμεσα σε ένα θηρευτή και ένα θήραμα (ας το ονομάσουμε θήραμα συμβιωτή) και ένα τρίτο οργανισμό που συμβιώνει με το θήραμα. Το δεύτερο μοντέλο περιλαμβάνει δύο είδη που βρίσκονται σε ανταγωνισμό και ένα τρίτο οργανισμό που συμβιώνει με ένα από τους δύο είδη σε ανταγωνισμό (ας τον ονομάσουμε ανταγωνιστή συμβιωτή). Επίσης παρουσίασαν τους περιορισμούς των συναρτήσεων των δύο μοντέλων οι οποίοι αφορούν α) τις συνθήκες για να είναι οι λύσεις που θα βρούμε πεπερασμένες β) τα σημεία ισορροπίας και το αν είναι τοπικά ευσταθή και γ) τις συνθήκες για την ύπαρξη μικρού πλάτους περιοδικών λύσεων. Τα μοντέλα περιλαμβάνουν και τα κόστη συμβίωσης για το θήραμα συμβιωτή και τον ανταγωνιστή συμβιωτή αντίστοιχα. Όπως θα δούμε παρακάτω υπάρχουν ειδικές περιπτώσεις όπου η συμβίωση μπορεί να προκαλέσει την εξαφάνιση του θηρευτή ή και την αναστροφή των ανταγωνιστικών αποτελεσμάτων.

4.2 Παραδείγματα συμβίωσης για περισσότερα από δύο είδη

Η συμβίωση των ειδών αποτελεί μέρος πολλών σημαντικών διεργασιών και συστημάτων όπως η αζωτοδέσμευση, η χλωρίδα και πανίδα μίας περιοχής, η ενδοσυμβιωτική φωτοσύνθεση, η γονιμοποίηση των φυτών με γύρη και τα κυτταρικά όργανα. Υπάρχουν πολλά εντυπωσιακά παραδείγματα αναγκαστικής συμβίωσης στις τροπικές περιοχές όπως είναι οι ορχιδέες με τις μέλισσες, ή τα μυρμήγκια με τα φυτά αλλά υπάρχουν και παραδείγματα διακεκομμένης ή προαιρετικής συμβίωσης. Τα φαινόμενα συμβίωσης είναι επίσης πολύ συχνά και σημαντικά σε κοινωνίες φυτών που βρίσκονται σε περιοχές με υψηλό γεωγραφικό πλάτος όπου υπάρχει συνεχώς κάλυψη από πάγους και το έδαφος είναι φτωχό σε θρεπτικά συστατικά.

Μία από τις δυσκολίες που αντιμετωπίζουμε στην κατανόηση της συμβίωσης των ειδών είναι η ύπαρξη πολλών διαφορετικών συμβιωτικών συστημάτων και ο βαθμός αναγκαιότητας που υπάρχει μεταξύ δύο ειδών που συμβιώνουν. Το τελευταίο κρίνεται α) από τους μηχανισμούς με τους οποίους το ένα είδος επωφελείται από το άλλο και β) από τον αριθμό των αλληλεπιδρώντων ειδών που απαιτείται έτσι ώστε να υπάρξει συμβίωση. Όμως οι τρόποι με τους οποίους ένα είδος μπορεί να επωφεληθεί από ένα άλλο είναι τόσοι πολλοί όσοι και τα αντίστοιχα οικολογικά προβλήματα που μελετάμε και συμπερασματικά, τα συμβιωτικά συστήματα είναι εξίσου πολλά.

Συμβιωτικά οφέλη τα οποία βασίζονται σε άμεση μεταφορά θρεπτικών συστατικών από τον ένα οργανισμό στον άλλο απαιτούν την εμπλοκή μόνο δύο ειδών. Όμως οφέλη εμφανίζονται και σε άλλες περιπτώσεις όπως στις μεταβολές στα συστήματα θηρευτή – θηράματος ή στα συστήματα ανταγωνισμού και τότε απαιτούνται τουλάχιστον τρία είδη. Σε άλλες πάλι περιπτώσεις τα οφέλη κάνουν έμμεσα την εμφάνισή τους μέσα από την αλληλεπίδραση τεσσάρων ή περισσότερων ειδών. Τέλος, τα οφέλη μπορεί να εμφανίζονται στον οργανισμό – συμβιωτή με παραπάνω από έναν τρόπους.

Δεδομένης της πολυπλοκότητας και τις διαφορετικότητας των συμβιωτικών συστημάτων, μία απλή γενίκευση από ένα μοντέλο δύο ειδών σε ένα άλλο τριών ή περισσότερων ειδών θα ήταν άστοχη αφού τα αποτελέσματα μπορεί να μην είναι αντιπροσωπευτικά της συμπεριφοράς των εμπλεκόμενων ειδών.

Παρακάτω θα μελετήσουμε τρόπους με τους οποίους ο τρίτος οργανισμός που συμβιώνει με ένα από τους άλλους δύο στο μοντέλο θηρευτής – θήραμα ή στο μοντέλο ανταγωνισμού μπορεί να τροποποιήσει τον ανταγωνισμό προς όφελος του θηράματος ή προς όφελος του ενός από τους δύο ανταγωνιστές. Πιο συγκεκριμένα θα δούμε την περίπτωση όπου ο τρίτος οργανισμός αποτρέπει το κυνήγι του θηράματος. Για παράδειγμα, τα μυρμήγκια αποτρέπουν τα φυτοφάγα ζώα από το να τραφούν με συγκεκριμένα είδη φυτών, επίσης κάποια είδη από φύκια αποτρέπουν τους θηρευτές από το να τραφούν με κάποια πρωτόζωα και τα μαλακόστρακα αποτρέπουν τους αστερίες από το να τραφούν με κοράλλια.

Η συμβίωση που βασίζεται στην εναλλαγή των ανταγωνιστικών επιπτώσεων στα εμπλεκόμενα είδη είναι λιγότερο γνωστή πιθανόν λόγω της δυσκολίας στον εντοπισμό του ανταγωνισμού. Ωστόσο υπάρχουν πολλά παραδείγματα που επιβεβαιώνουν την ύπαρξη αυτού του είδους συμβίωσης. Τα παρακάτω παραδείγματα είναι ενδεικτικά: α) σύστημα σκαθάρια – μικρόζωα – μύγες: τα μικρόζωα «ανακατεύονται» με τις μύγες που ανταγωνίζονται με τις κάμπιες των σκαθαριών για την εύρεση τροφής που έχουν κρύψει στο έδαφος τα σκαθάρια, β) σύστημα που αποτελείται από πολλά είδη από ερημίτες κάβουρες – υδρόζωα: όταν τα υδρόζωα βρίσκονται κοντά σε κοχύλια που έχουν καταληφθεί από ένα συγκεκριμένο είδος από ερημίτες κάβουρες μειώνουν την πιθανότητα άλλα είδη από ερημίτες κάβουρες να καταφέρουν να καταλάβουν τα κοχύλια, γ) σύστημα μυρμήγκια – μύκητες – φύλλα: ένα είδος από μυρμήγκια που τρέφεται με φύλλα έχει τη δυνατότητα να αφαιρεί αποτελεσματικά τους μύκητες που ζουν πάνω σε αυτά τα φύλλα.

4.3 Ορισμός των μοντέλων

Δύο είναι τα μοντέλα συμβίωσης που θα μελετήσουμε και παρουσιάζουμε παρακάτω τις μεταβλητές που θα χρησιμοποιήσουμε. Το πρώτο είναι το μοντέλο του θηρευτή και περιλαμβάνει ένα θηρευτή (y) ένα θήραμα - συμβιωτή (x) και ένα τρίτο είδος που συμβιώνει με το θήραμα (u) και το οποίο καταφέρνει να μειώσει τα ποσοστά θνησιμότητας του θηράματος συμβιωτή λόγω του θηρευτή. Αυτό είναι ένα μοντέλο προαιρετικής συμβίωσης. Το δεύτερο, είναι το μοντέλο ανταγωνισμού και περιλαμβάνει ένα είδος ανταγωνιστή (x_2), ένα είδος ανταγωνιστή – συμβιωτή (x_1), και ένα τρίτο είδος που συμβιώνει με τον ανταγωνιστή – συμβιωτή και καταφέρνει να μειώσει την επίδραση του x_2 στο x_1 . Αυτό το μοντέλο μπορεί να είναι είτε προαιρετικής είτε αναγκαστικής συμβίωσης. Πρέπει εδώ να σημειώσουμε ότι και τα δύο μοντέλα περιέχουν την υπόθεση ότι ο οργανισμός u επίσης επωφελείται από τη συμβίωσή του με το θήραμα – συμβιωτή ή τον ανταγωνιστή – συμβιωτή και ότι αυτό

επιτυγχάνεται με κάποιο κόστος προς αυτούς τους οργανισμούς. Και στις δύο περιπτώσεις πρόκειται για συστήματα αυτόνομων διαφορικών εξισώσεων όπου έχουμε υποθέσει κατάλληλες συνθήκες για την ύπαρξη και τη μοναδικότητα του εκάστοτε προβλήματος αρχικών τιμών.

❖ Μοντέλο Θηρευτή – Θηράματος συμβιωτή – Τρίτου είδους που συμβιώνει με το θήραμα (Μοντέλο 1).

Θεωρούμε το ακόλουθο σύστημα διαφορικών εξισώσεων:

$$\left. \begin{aligned} u' &= uh(u, x) && (1.α) \\ x' &= axg(u, x) - yp(u, x) && (1.β) \\ y' &= y[-s + cp(u, x)] && (1.γ) \end{aligned} \right\}$$

με συνεχείς διαδικασίες γεννήσεων και θανάτων, όπου x είναι ο πληθυσμός του θηράματος, y ο πληθυσμός του θηρευτή και u ο πληθυσμός του τρίτου είδους που συμβιώνει με το x .

Ο ρυθμός ανάπτυξης για το τρίτο είδος u , δίνεται από την συνάρτηση $h(u, x)$, για την οποία ισχύουν οι παρακάτω παραδοχές:

$$(A1) \quad \frac{\partial h}{\partial u}(u, x) < 0, \quad \frac{\partial h}{\partial x}(u, x) > 0, \quad h(0, x) > 0, \quad x \geq 0, \quad u \geq 0.$$

Η πρώτη από αυτές τις συνθήκες υποδηλώνει ότι ο ρυθμός ανάπτυξης του πληθυσμού u εξαρτάται από την πυκνότητα του πληθυσμού και μειώνεται όσο ο πληθυσμός αυξάνεται. Η δεύτερη συνθήκη υποδηλώνει τα συμβιωτικά αποτελέσματα του πληθυσμού - θηράματος x στο u .

$$(A2) \quad \exists L(x) \text{ τ.ώ. } h(L(x), x) = 0, \text{ όπου } L: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+ \text{ και τ.ώ. } \frac{dL(x)}{dx} \geq 0.$$

Αυτή η συνθήκη υποδηλώνει την ύπαρξη μιας μονότονα αύξουσας, φέρουσας ικανότητας του πληθυσμού u η οποία εξαρτάται από την πυκνότητα του πληθυσμού αυτού.

Η συνάρτηση $g(u, x)$ παριστάνει το ρυθμό ανάπτυξης του θηράματος x με απουσία του θηρευτή y και έχουμε για αυτή τις παρακάτω παραδοχές:

$$(B1) \quad g(u, 0) > 0, \quad \frac{\partial g}{\partial x}(u, x) < 0, \quad x \geq 0, \quad u \geq 0.$$

Η συνθήκη αυτή υποδηλώνει ότι σε απουσία του θηρευτή, ο ρυθμός ανάπτυξης του θηράματος εξαρτάται από την πυκνότητα του πληθυσμού του, και μειώνεται όσο ο πληθυσμός του αυξάνεται. Αν $\frac{\partial g}{\partial u}(u, x) > 0$ τότε ακόμη και με την απουσία του θηρευτή ο πληθυσμός u συμβιώνει και πάλι με τον πληθυσμό x . Αν όμως $\frac{\partial g}{\partial u}(u, x) < 0$ τότε υπάρχει κόστος στον x από τη συμβίωσή του με τον u και ο μόνος τρόπος συμβίωσης των δύο πληθυσμών είναι η ύπαρξη του θηρευτή. Αν τέλος $\frac{\partial g}{\partial u}(u, x) = 0$ τότε η σχέση των u, x με απουσία του θηρευτή είναι παρασιτική.

$$(B2) \quad \exists K(u) \text{ τ.ώ. } g(u, K(u)) = 0 \text{ όπου } K: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+.$$

Η συνθήκη αυτή υποδηλώνει ότι υπάρχει μία φέρουσα ικανότητα του θηράματος με απουσία του θηρευτή η οποία εξαρτάται από την πυκνότητα του πληθυσμού και από

την οποία μπορούμε να συμπεράνουμε ότι ο πληθυσμός u γίνεται μέρος του περιβάλλοντος του θηράματος.

Η συνάρτηση $p(u, x)$ είναι η λειτουργική ανταπόκριση του θηρευτή. Αναλυτικότερα, η συνάρτηση αυτή αντιπροσωπεύει την αλλαγή στον πληθυσμό του θηράματος ανά θηρευτή στη μονάδα του χρόνου συναρτήσει του αριθμού των διαθέσιμων θηραμάτων. Θεωρούμε ότι η συνάρτηση αυτή έχει την παρακάτω ιδιότητα:

$$(Γ1) \quad p(u, 0) = 0, \quad \frac{\partial p}{\partial u}(u, x) < 0, \quad \frac{\partial p}{\partial x}(u, x) > 0, \quad x \geq 0, \quad u \geq 0.$$

Η συνθήκη αυτή υποδηλώνει ότι ο πληθυσμός u θα έχει θετική επιρροή πάνω στον x . Έχει γίνει επίσης η συνήθης παραδοχή ότι καθώς ο πληθυσμός του x αυξάνεται, για σταθερό u , αυξάνεται και η λειτουργική ανταπόκριση του θηρευτή.

Τέλος θεωρούμε ότι a, s, c είναι θετικές σταθερές. (Το a εισάγεται στην εξίσωση (1.β) ως παράμετρος διακλάδωσης.)

Σημείωση: στην περίπτωση που $u = 0$ το σύστημα (1) ανάγεται στην κλασική περίπτωση θηρευτής – θήραμα που ήδη έχουμε μελετήσει.

Θεώρημα 4.3.1

Έστω ότι ισχύουν οι υποθέσεις (A1), (A2), (B1), (B2) και (Γ1). Έστω επίσης ότι ισχύει η υπόθεση (B3) : $\frac{\partial g}{\partial u}(u, x) < 0$ ή $\exists \tilde{K}, 0 < \tilde{K} < \infty$ τ.ώ. $\lim_{u \rightarrow \infty} K(u) = \tilde{K}$. Αν το σημείο (u_0, x_0, y_0) βρίσκεται στη μη αρνητική περιοχή του τρισσορθογώνιου συστήματος αξόνων, τότε η λύση του συστήματος (1) με αρχική συνθήκη (u_0, x_0, y_0) είναι φραγμένη.

❖ **Μοντέλο δύο ειδών σε ανταγωνισμό και ενός τρίτου είδους που συμβιώνει με έναν από τους δύο ανταγωνιστές (Μοντέλο 2).**

Θεωρούμε το ακόλουθο σύστημα διαφορικών εξισώσεων:

$$\left. \begin{aligned} u' &= uh(u, x_1) \\ x_1' &= ax_1 [g_1(u, x_1) - q_1(u, x_1, x_2)] \\ x_2' &= x_2 [g_2(x_2) - q_2(x_1, x_2)] \end{aligned} \right\} \begin{array}{l} (2.α) \\ (2.β) \\ (2.γ) \end{array}$$

όπου και πάλι το a είναι παράμετρος διακλάδωσης. Ας παρατηρήσουμε εδώ ότι σε αυτό το μοντέλο ο πληθυσμός u δεν έχει καμία επίδραση στον δεύτερο από τους δύο πληθυσμούς ανταγωνιστές, παρά μόνο στον πρώτο και αντίστροφα.

Η συνάρτηση $h(u, x_1)$ έχει τις ίδιες ιδιότητες και κάνουμε για αυτή τις ίδιες παραδοχές που κάναμε στο προηγούμενο μοντέλο απλά αντικαθιστώντας το x με x_1 .

Οι συναρτήσεις g_i αποτελούν τους ρυθμούς ανάπτυξης για τους ανταγωνιστές x_i με απουσία ανταγωνισμού. Θεωρούμε ότι οι g_i έχουν τις ίδιες ιδιότητες με την $g(u, x)$ από το προηγούμενο μοντέλο (πάλι με διόρθωση στους δείκτες). Επιπρόσθετα, θα πρέπει να ισχύει το ακόλουθο:

$$(B4) \quad \exists K_2 > 0 \text{ τ.ώ. } g_2(K_2) = 0.$$

Οι συναρτήσεις q_i είναι οι συναρτήσεις ανταγωνισμού ανάμεσα στα x_1 και x_2 , και δεχόμαστε για αυτές τα παρακάτω:

$$(\Delta 1) \quad q_1(u, x_1, 0) = 0, \quad \frac{\partial q_1}{\partial u}(u, x_1, x_2) < 0, \quad \frac{\partial q_1}{\partial x_1}(u, x_1, x_2) \geq 0, \quad \frac{\partial q_1}{\partial x_2}(u, x_1, x_2) > 0,$$

$$(\Delta 2) \quad q_2(0, x_2) = 0, \quad \frac{\partial q_2}{\partial x_1}(x_1, x_2) > 0, \quad \frac{\partial q_2}{\partial x_2}(x_1, x_2) \geq 0.$$

Οι παραπάνω συνθήκες μας δείχνουν ότι ο ανταγωνισμός εντείνεται όταν οι δύο πληθυσμοί των ανταγωνιστών αυξάνονται αλλά επίσης ότι ο πληθυσμός του u τείνει να μειώσει το αποτέλεσμα του ανταγωνισμού που επιφέρει ο x_2 στον x_1 .

Θεώρημα 4.3.2

Έστω ότι ισχύουν οι υποθέσεις (A1), (A2), (B1), (B2), (B3), (B4). Τότε όλες οι λύσεις του συστήματος (2) που προέρχονται από το θετικό μέρος του τρισσορθογώνιου συστήματος συντεταγμένων, είναι φραγμένες.

Παρακάτω θα μελετήσουμε κάθε ένα από τα δύο αυτά μοντέλα αναλυτικά.

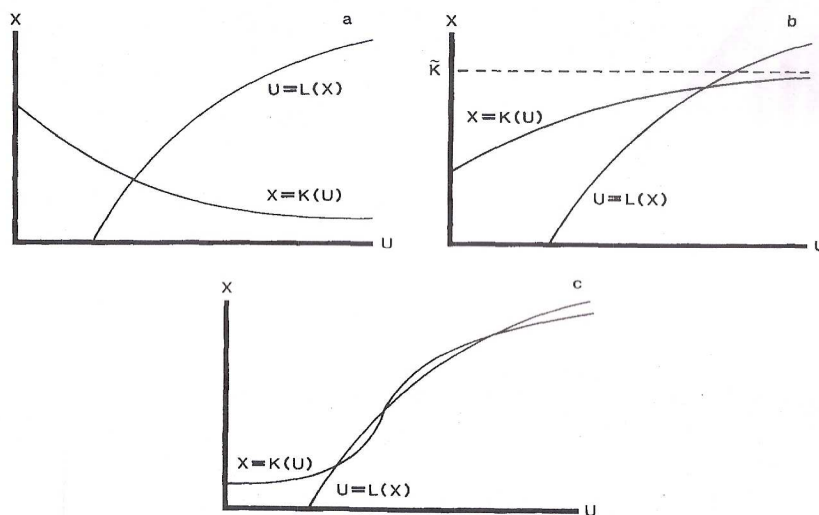
4.4 Μοντέλο 1: Θηρευτής – Θήραμα συμβιωτής – Τρίτο είδος που συμβιώνει με το θήραμα

Σε αυτή την παράγραφο θα μελετήσουμε το σύστημα (1). Όπως και σε προηγούμενες περιπτώσεις, για να βρούμε τα σημεία ισορροπίας του, θα θέσουμε τα δεύτερα μέλη των τριών εξισώσεων ίσα με μηδέν. Έτσι, προκύπτει το παρακάτω αλγεβρικό σύστημα:

$$\left. \begin{aligned} uh(u, x) &= 0 \\ axg(u, x) - yp(u, x) &= 0 \\ y[-s + cp(u, x)] &= 0 \end{aligned} \right\} (3),$$

στο οποίο μπορούμε να παρατηρήσουμε ότι το σημείο $E_0(0, 0, 0)$ αποτελεί λύση (σημείο ισορροπίας) του. Επίσης, λόγω της συνθήκης (B2) έχουμε ότι $g(0, K(0)) = 0$, άρα και το σημείο $E_1(0, K(0), 0)$ αποτελεί ένα ακόμα σημείο ισορροπίας. Για να έχουμε ένα βιώσιμο σύστημα θηρευτή - θηράματος εν απουσία του τρίτου είδους θα πρέπει λόγω της τρίτης εξίσωσης του παραπάνω συστήματος να ισχύει ότι $p = s/c$. Σε αυτή την περίπτωση έχουμε το σημείο ισορροπίας $E_2(0, \hat{x}, \hat{y})$, όπου $\hat{y} = a\hat{x}g(0, \hat{x}) / p(0, \hat{x}) > 0$. Επίσης, μπορούμε να παρατηρήσουμε ότι στην περίπτωση που απουσιάζει ο θηρευτής, το σημείο $E_3(L(0), 0, 0)$ είναι σημείο ισορροπίας. Για να υπάρχει όμως λύση για θετικές τιμές του x θα πρέπει οι καμπύλες $h(u, x) = g(u, x) = 0$ να τέμνονται στο πρώτο τεταρτημόριο του συστήματος συντεταγμένων $u - x$ ή ισοδύναμα θα πρέπει οι καμπύλες $\{u = L(x), x = K(u)\}$ να τέμνονται σε θετικές τιμές. Από τη συνθήκη (A2) έχουμε ότι η $u = L(x)$ είναι μία μονότονα αύξουσα συνάρτηση με αρχική τιμή το $(L(0), 0)$. Από τη άλλη, η $x = K(u)$ ξεκινώντας από το $(0, K(0))$ μπορεί είτε να αυξηθεί είτε

να μειωθεί: Αν $\frac{\partial g}{\partial u}(u, x) \leq 0$ τότε είναι μονότονα φθίνουσα (σχήμα 15α) και οι δύο καμπύλες τέμνονται στο σημείο (\tilde{u}, \tilde{x}) εκτός και αν το κόστος για το θήραμα, λόγω της συμβίωσης, είναι τόσο μεγάλο ώστε να το οδηγήσει στην εξαφάνιση πριν το $u = L(0)$. (Έχουμε απορρίψει αυτή την περίπτωση από τη μελέτη μας γιατί αυτό θα σήμαινε ότι ο πληθυσμός u είναι ο ισχυρός θηρευτής ή ανταγωνιστής και όχι ένας απλός συμβιωτής.) Αν $\frac{\partial g}{\partial u}(u, x) > 0$ τότε από τη συνθήκη (B3) έχουμε ότι $\lim_{x \rightarrow \infty} K(u) = \tilde{K}$. Σε αυτή την περίπτωση, όπως φαίνεται και στο σχήμα (15β), (15γ) υπάρχουν ένα ή περισσότερα σημεία τομής. Σε κάθε περίπτωση, κάτω από συγκεκριμένες υποθέσεις θα υπάρχει ένα σημείο ισορροπίας της μορφής $E_4(\tilde{u}, \tilde{x}, 0)$.

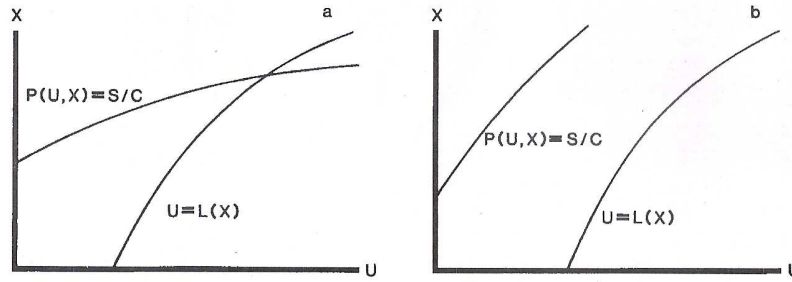


Σχήμα 15

Το εσωτερικό σημείο ισορροπίας $E_5(u^*, x^*, y^*)$ επιτυγχάνεται από τη λύση του συστήματος:

$$\left. \begin{aligned} h(u, x) &= 0 \\ axg(u, x) - yp(u, x) &= 0 \\ -s + cp(u, x) &= 0 \end{aligned} \right\} (4),$$

στο θετικό όγδοο του τρισδιάστατου χώρου λύσεων. Πρώτα πρέπει να επιλύσουμε την $h(u, x) = -s + cp(u, x) = 0$ για τα u, x . Ισχύει ότι $h(u, x) = 0$ αν και μόνο αν $u = L(x)$. Επίσης, η καμπύλη που δίνεται από την $p(u, x) = s/c$, από τη συνθήκη (Γ1) πρέπει να είναι αύξουσα στο σύστημα συντεταγμένων $u - x$ και να ξεκινά από το $(0, x)$. Αυτές οι δύο καμπύλες μπορούν είτε να τέμνονται είτε όχι (σχήμα 16).



Σχήμα 16

Για να καταφέρουμε να επιτύχουμε ένα εσωτερικό σημείο ισορροπίας πρέπει να κάνουμε την παρακάτω παραδοχή:

(E1) Οι καμπύλες $u = L(x)$ και $p(u, x) = s/c$ τέμνονται τουλάχιστον σε ένα σημείο της μορφής $u = u^* > 0$, $x = x^* > 0$.

Σε αυτή την περίπτωση ορίζουμε (από τη δεύτερη εξίσωση του συστήματος 4) το $y^* = ax^* g(u^*, x^*) / p(u^*, x^*)$ και για να υπάρχει εσωτερικό σημείο ισορροπίας θα πρέπει $y^* > 0$. Για να συμβεί όμως αυτό χρειαζόμαστε άλλη μία παραδοχή:

(E2) $x^* < K(u^*)$.

Θα ελέγξουμε τώρα την ευστάθεια των παραπάνω σημείων ισορροπίας. Αυτό θα γίνει όπως έχουμε ήδη δει σε προηγούμενα κεφάλαια μέσω της κατασκευής του πίνακα συντελεστών $M(u, x, y)$ που προκύπτει από τις μερικές παραγώγους των συναρτήσεων του συστήματος (1) ως προς u, x, y . Έτσι,

$$M(u, x, y) = \begin{bmatrix} h(u, x) + uh_u(u, x) & uh_x(u, x) & 0 \\ axg_u(u, x) - yp_u(u, x) & ag(u, x) + axg_x(u, x) - yp_x(u, x) & -p(u, x) \\ cyp_u(u, x) & cyp_x(u, x) & -s + cp(u, x) \end{bmatrix}.$$

Γράφουμε τώρα τον πίνακα συντελεστών για καθένα από τα έξι σημεία ισορροπίας που βρήκαμε, λαμβάνοντας υπόψη τις παραδοχές που κάναμε για την υπαρξή τους σε πολλά από αυτά:

$$M_0 = \begin{bmatrix} h(0,0) & 0 & 0 \\ 0 & ag(0,0) & 0 \\ 0 & 0 & -s \end{bmatrix},$$

$$M_1 = \begin{bmatrix} h(0, K(0)) & 0 & 0 \\ aK(0)g_u(0, K(0)) & aK(0)g_x(0, K(0)) & -p(0, K(0)) \\ 0 & 0 & -s + cp(0, K(0)) \end{bmatrix},$$

$$M_2 = \begin{bmatrix} h(0, \hat{x}) & 0 & 0 \\ a\hat{x}g_u(0, \hat{x}) - \hat{y}p_u(0, \hat{x}) & ag(0, \hat{x}) + a\hat{x}g_x(0, \hat{x}) - \hat{y}p_x(0, \hat{x}) & -p(0, \hat{x}) \\ c\hat{y}p_u(0, \hat{x}) & c\hat{y}p_x(0, \hat{x}) & 0 \end{bmatrix},$$

$$M_3 = \begin{bmatrix} L(0)h_u(L(0),0) & L(0)h_x(L(0),0) & 0 \\ 0 & ag(L(0),0) & 0 \\ 0 & 0 & -s \end{bmatrix},$$

$$M_4 = \begin{bmatrix} \tilde{u}h_u(\tilde{u},\tilde{x}) & \tilde{u}h_x(\tilde{u},\tilde{x}) & 0 \\ a\tilde{x}g_u(\tilde{u},\tilde{x}) - yp_u(u,x) & a\tilde{x}g_x(\tilde{u},\tilde{x}) & -p(\tilde{u},\tilde{x}) \\ 0 & 0 & -s + cp(\tilde{u},\tilde{x}) \end{bmatrix},$$

$$M_5 = \begin{bmatrix} u^*h_u(u^*,x^*) & u^*h_x(u^*,x^*) & 0 \\ ax^*g_u(u^*,x^*) - y^*p_u(u^*,x^*) & ag(u^*,x^*) + ax^*g_x(u^*,x^*) - y^*p_x(u^*,x^*) & -p(u^*,x^*) \\ cyp_u(u,x) & cyp_x(u,x) & 0 \end{bmatrix}.$$

Το αν είναι ή όχι ευσταθή τα σημεία ισορροπίας θα κριθεί από τα πραγματικά μέρη των ιδιοτιμών των πινάκων M_i , $i = 0, \dots, 5$ που ως ρίζες των χαρακτηριστικών πολυωνύμων $P_i(\lambda)$ δίνονται από τον τύπο της ορίζουσας $\det(\lambda I - M_i)$. Έχουμε λοιπόν τα παρακάτω:

$$P_0(\lambda) = (\lambda + s)[\lambda - ag(0,0)][\lambda - h(0,0)]$$

$$P_1(\lambda) = [\lambda + s - cp(0, K(0))][\lambda - aK(0)g_x(0, K(0))][\lambda - h(0, K(0))]$$

$$P_2(\lambda) = [\lambda - h(0, \hat{x})]\{\lambda^2 + [\hat{y}p_x(0, \hat{x}) - ag(0, \hat{x}) - a\hat{x}g_x(0, \hat{x})]\lambda + c\hat{y}p_x(0, \hat{x})p(0, \hat{x})\}$$

$$P_3(\lambda) = (\lambda + s)[\lambda - ag(L(0),0)][\lambda - L(0)h_u(L(0),0)]$$

$$P_4(\lambda) = [\lambda + s - cp(\tilde{u}, \tilde{x})] \cdot$$

$$\cdot \{\lambda^2 - \lambda[a\tilde{x}g_x(\tilde{u}, \tilde{x}) + \tilde{u}h_u(\tilde{u}, \tilde{x})] + a\tilde{x}\tilde{u}[h_u(\tilde{u}, \tilde{x})g_x(\tilde{u}, \tilde{x}) - g_u(\tilde{u}, \tilde{x})h_x(\tilde{u}, \tilde{x})]\}$$

$$P_5(\lambda) = \lambda^3 + \alpha_1\lambda^2 + \alpha_2\lambda + \alpha_3$$

όπου $y^* = ax^*g(u^*, x^*)/p(u^*, x^*)$, $p(u^*, x^*) = s/c$ και

$$\alpha_1 = -\{ag(u^*, x^*)[1 - cx^*p_x(u^*, x^*)s^{-1}] + ax^*g_x(u^*, x^*) + L(x^*)h_u(u^*, x^*)\},$$

$$\alpha_2 = ag(u^*, x^*)[cx^*p_x(u^*, x^*) + L(x^*)h_u(u^*, x^*)] +$$

$$+ ax^*L(x^*)[h_u(u^*, x^*)g_x(u^*, x^*) - h_x(u^*, x^*)g_u(u^*, x^*)] +$$

$$+ c\alpha x^*L(x^*)g(u^*, x^*)s^{-1} \cdot [h_x(u^*, x^*)p_u(u^*, x^*) - h_u(u^*, x^*)p_x(u^*, x^*)],$$

$$\alpha_3 = c\alpha x^*L(x^*)g(u^*, x^*)[h_x(u^*, x^*)p_u(u^*, x^*) - h_u(u^*, x^*)p_x(u^*, x^*)].$$

Μπορούμε λοιπόν τώρα να αναλύσουμε της ευστάθεια των σημείων ισορροπίας:

Από το πολυώνυμο P_0 οι ιδιοτιμές που αντιστοιχούν στο σημείο E_0 είναι οι $\lambda = -s$, $\lambda = ag(0,0)$ και $\lambda = h(0,0)$. Παρατηρούμε ότι μία από αυτές τις τιμές είναι αρνητική, ενώ οι άλλες δύο θετικές. Συμπεραίνουμε λοιπόν ότι το E_0 είναι σημείο σάγγατος.

Από το πολυώνυμο P_1 βλέπουμε ότι οι ιδιοτιμές που αντιστοιχούν στο σημείο E_1 είναι οι $\lambda = h(0, K(0))$, $\lambda = aK(0)g_x(0, K(0))$ και $\lambda = -s + cp(0, K(0))$. Όπως και πριν, έχουμε δύο θετικές και μία αρνητική τιμή άρα και το E_1 είναι σημείο σάγματος.

Από το πολυώνυμο P_2 βρίσκουμε ότι οι ιδιοτιμές που αντιστοιχούν στο E_2 είναι $\lambda = h(0, \hat{x})$ και $\lambda = \frac{1}{2} \left\{ H(\hat{x}) \pm \left[H(\hat{x})^2 - 4ca\hat{x}g(0, \hat{x})p_x(0, \hat{x}) \right]^{1/2} \right\}$, όπου $H(\hat{x}) = ag(0, \hat{x}) + a\hat{x}g_x(0, \hat{x}) - \hat{x}g(0, \hat{x})p_x(0, \hat{x})/p(0, \hat{x})$. Αφού $\lambda = h(0, \hat{x}) > 0$ το σημείο E_2 είναι ασταθές.

Από το πολυώνυμο P_3 , οι ιδιοτιμές που αντιστοιχούν στο σημείο E_3 είναι οι $\lambda = -s$, $\lambda = ag(L(0), 0)$ και $\lambda = L(0)h_u(L(0), 0)$. Εφόσον $\lambda = ag(L(0), 0) > 0$ και οι άλλες δύο τιμές είναι αρνητικές, το E_3 είναι σημείο σάγματος.

Από το πολυώνυμο P_4 , μπορούμε να δούμε ότι οι τιμές που αντιστοιχούν στο σημείο E_4 είναι οι $\lambda = -s + cp(\tilde{u}, \tilde{x})$ και $\lambda = \frac{1}{2} \left\{ \tilde{u}h_u(\tilde{u}, \tilde{x}) + a\tilde{x}g_x(\tilde{u}, \tilde{x}) \pm \left\{ \tilde{u}h_u(\tilde{u}, \tilde{x}) - [a\tilde{x}g_x(\tilde{u}, \tilde{x})]^2 + 4\tilde{u}\tilde{x}h_x(\tilde{u}, \tilde{x})g_u(\tilde{u}, \tilde{x}) \right\}^{1/2} \right\}$.

Παρατηρούμε ότι αν $g_u(\tilde{u}, \tilde{x}) \leq 0$ τότε η δεύτερη και τρίτη ιδιοτιμή έχουν αρνητικά πραγματικά μέρη ενώ η πρώτη ιδιοτιμή μπορεί να είναι θετική ή αρνητική. Άρα σε αυτή την περίπτωση το E_4 είναι σημείο σάγματος. Αν $g_u(\tilde{u}, \tilde{x}) > 0$ δεν μπορούμε να κάνουμε κάποια πρόβλεψη.

Τέλος, για να εξετάσουμε το πολυώνυμο P_5 (3^{ου} βαθμού) θα χρησιμοποιήσουμε το κριτήριο Routh – Hurwitz (σελ. 25). Βάση αυτού, θα πρέπει για τους συντελεστές του να ισχύουν τα ακόλουθα: $a_1 > 0$, $a_3 > 0$ και $a_1a_2 > a_3$ που πράγματι ισχύουν, έτσι όπως τους ορίσαμε παραπάνω. Άρα το σημείο E_5 είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.

Το επόμενο βήμα μας είναι να μελετήσουμε το πρόβλημα για ύπαρξη περιοδικών λύσεων. Έχουμε ήδη συναντήσει περιοδικούς κύκλους στη μελέτη του προβλήματος θηρευτή – θηράματος, όταν οι λύσεις που είχαμε βρει ήταν ασταθείς. Ακολουθεί ένα θεώρημα για τις συνθήκες ύπαρξης περιοδικών λύσεων σε συστήματα τριών ειδών όπως αυτά που περιγράφονται από το σύστημα (1).

Θεώρημα 4.4.1

Έστω $a_1 > 0$, $a_2 > 0$, $a_3 > 0$, με a_1, a_2, a_3 όπως έχουν οριστεί παραπάνω. Επίσης, έστω $b_1b_2 < 0$, όπου:

$$b_1 = \left\{ g(u^*, x^*) \left[cs^{-1}x^*p_x(u^*, x^*) - 1 \right] - x^*g_x(u^*, x^*) \right\} \cdot \left\{ \beta_1 + s^{-1}\beta_2 \right\},$$

$$b_2 = -u^*h_u(u^*, x^*)\beta_1 - \left[u^*h_u(u^*, x^*)s^{-1} + 1 \right]\beta_2,$$

$$\beta_1 = g(u^*, x^*) \left[cx^*p_x(u^*, x^*) + u^*h_u(u^*, x^*) \right] + u^*x^* \left[h_u(u^*, x^*)g_x(u^*, x^*) - h_x(u^*, x^*)g_u(u^*, x^*) \right],$$

$$\beta_2 = u^*x^*g(u^*, x^*) \left[h_x(u^*, x^*)p_u(u^*, x^*) - h_u(u^*, x^*)p_x(u^*, x^*) \right].$$

Τότε, καθώς η τιμή του a στο σύστημα (1) παίρνει την τιμή $a_0 = \frac{-b_2}{b_1}$ θα εμφανιστούν μικρού πλάτους περιοδικές λύσεις, γύρω από το σημείο ισορροπίας $E_5(u^*, x^*, y^*)$.

4.5 Μοντέλο 1: Μία ειδική περίπτωση

Σε αυτή την παράγραφο θα μελετήσουμε μία ειδική περίπτωση του συστήματος (1), η οποία θα έχει τα παρακάτω χαρακτηριστικά:

- Το ποσοστό ανάπτυξης του τρίτου είδους που συμβιώνει με το θήραμα ακολουθεί εξίσωση λογιστικού τύπου.
- Το ποσοστό ανάπτυξης του θηράματος, εν απουσία θηρευτή, ακολουθεί και αυτό εξίσωση λογιστικού τύπου και μάλιστα είναι ανεξάρτητο από το τρίτο είδος.
- Εν απουσία του τρίτου είδους, το μοντέλο μας ακολουθεί τα πρότυπα του κλασικού μοντέλου Lotka – Volterra θηρευτής - θήραμα.

Με τις παραπάνω παραδοχές, το μαθηματικό μοντέλο που εξάγεται, είναι το εξής:

$$\left. \begin{aligned} u' &= \gamma u \left(1 - \frac{u}{L_0 + lx} \right) \\ x' &= ax \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{\beta xy}{1 + mu} \\ y' &= y \left(-s + \frac{c\beta x}{1 + mu} \right) \end{aligned} \right\} (5),$$

όπου $\gamma, L_0, l, a, K, \beta, m, s, c$ είναι όλες θετικές παράμετροι και τα l, m είναι οι σταθερές του τρίτου είδους. Δεδομένου ότι το σύστημα (5) ακολουθεί τα πρότυπα του συστήματος (1), τα σημεία ισορροπίας E_0, \dots, E_5 υπάρχουν και εδώ, με μόνη απαίτηση να ισχύει η συνθήκη:

$$c\beta K > s[1 + m(L_0 + lK)] \quad (6),$$

η οποία συνεπάγεται ότι $c\beta > lms$ και $c\beta K > s$. Τα σημεία ισορροπίας αναλυτικά

είναι τα ακόλουθα: $E_0(0,0,0)$, $E_1(0,K,0)$, $E_2\left(0, \frac{s}{c\beta}, \frac{a}{\beta}\left(1 - \frac{s}{c\beta K}\right)\right)$, $E_3(L_0,0,0)$,

$E_4(L_0 + lK, K, 0)$ και $E_5\left(L_0 + \frac{ls\mu}{c\beta}, \frac{s\mu}{c\beta}, \frac{a\mu}{\beta}\left(1 - \frac{s\mu}{c\beta K}\right)\right)$,

όπου $\mu = \frac{c\beta(1 + mL_0)}{c\beta - lms}$.

Αποδεικνύεται ότι: το E_0 είναι σημείο σάγματος, το E_1 είναι επίσης σημείο σάγματος, το E_2 είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, το E_4 είναι ασταθές στον άξονα y όταν ισχύει η (6) ενώ αντίθετα, όταν η σχέση αυτή δεν ισχύει είναι ευσταθές στον y άξονα, το E_4 είναι ευσταθές στον y άξονα και τέλος το E_5 υπάρχει, είναι το μοναδικό εσωτερικό σημείο ισορροπίας και είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.

Ας μελετήσουμε τώρα λίγο πιο αναλυτικά την ευστάθεια του E_5 . Για να γίνει αυτό πρέπει να εφαρμόσουμε και πάλι το κριτήριο Routh – Hurwitz. Οι συντελεστές a_1, a_2, a_3 που χρειαζόμαστε είναι οι εξής:

$$a_1 = \gamma + \frac{as\mu}{c\beta K} > 0,$$

$$a_2 = \left(1 - \frac{s\mu}{c\beta K}\right) \left(1 - \frac{\gamma lm}{c\beta}\right) as + \frac{as\gamma\mu}{c\beta K},$$

$$a_3 = \frac{as\gamma}{c\beta} \left(1 - \frac{s\mu}{c\beta K}\right) (c\beta - lms) > 0.$$

Μένει τώρα να δείξουμε ότι $a_1 a_2 - a_3 > 0$. Αυτό ισχύει αν και μόνο αν $\frac{as}{c\beta} \left(1 - \frac{s\mu}{c\beta K}\right) \left[\left(c\beta\gamma + \frac{\gamma s\mu}{K}\right) \left(1 - \frac{\gamma lm}{c\beta}\right) - \gamma(c\beta - lms) \right] + \frac{as\gamma\mu}{c\beta K} \left(\gamma + \frac{as\mu}{c\beta K}\right) > 0$. Το δεύτερο μέρος αυτής της έκφρασης είναι σίγουρα θετικό. Το πρώτο μέρος είναι θετικό αν και μόνο αν:

$$\frac{as}{K} \left(\frac{\gamma lm}{c\beta} - \mu\right) + \gamma lm(\gamma - s) \leq 0 \quad (7).$$

Θεωρώντας τώρα ότι $s \geq \gamma$ προκύπτει ότι $\gamma lm \leq slm, c\beta$ και επειδή $\mu > 1$, τελικά η (7) ισχύει και έτσι αποδείχθηκε ότι το E_5 είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.

Σημείωση: Στην περίπτωση που η ανισότητα (6) ισχύει αλλά από την αντίθετη κατεύθυνση, δηλαδή $c\beta K < s[1 + m(L_0 + IK)]$ δεν θα υπάρξει ισορροπία. Παρ' όλα αυτά, τα τρία είδη έχουν και πάλι πιθανότητες να συνυπάρχουν, ωστόσο, αν:

$$c\beta K < s(1 + mL_0) \quad (8),$$

ο πληθυσμός των θηρευτών θα εξαφανιστεί με σιγουριά. Δηλαδή, αν ισχύει η (8) και αν $(u(t), x(t), y(t))$ είναι μία λύση του συστήματος 5, τότε $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$ για θετικές αρχικές συνθήκες.

4.6 Μοντέλο 2: Ανταγωνιστής – Ανταγωνιστής συμβιωτής – Τρίτο είδος που συμβιώνει με το δεύτερο

Σε αυτή την παράγραφο θα μελετήσουμε το σύστημα (2). Από τις ιδιότητες του συστήματος, θα προκύψουν τα ακόλουθα σημεία ισορροπίας: $F_0 = (0, 0, 0)$, $F_1 = (0, K_1(0), 0)$, $F_2 = (0, 0, K_2)$, $F_3 = (L(0), 0, 0)$ και $F_4 = (L(0), 0, K_2)$. Υπάρχουν όμως και άλλα σημεία ισορροπίας τα για τα οποία πρέπει να ικανοποιούνται κάποιες από τις παρακάτω προϋποθέσεις:

$$(E1\alpha) \quad \exists x_1^{(0)} \geq 0 \text{ τ.ώ. } \lim_{x_2 \rightarrow \infty} q_1(0, x_1^{(0)}, x_2) = g_1(0, x_1^{(0)}),$$

$$(E1\beta) \quad \exists \bar{x}_2 > 0 \text{ τ.ώ. } q_1(0, 0, \bar{x}_2) = g_1(0, 0),$$

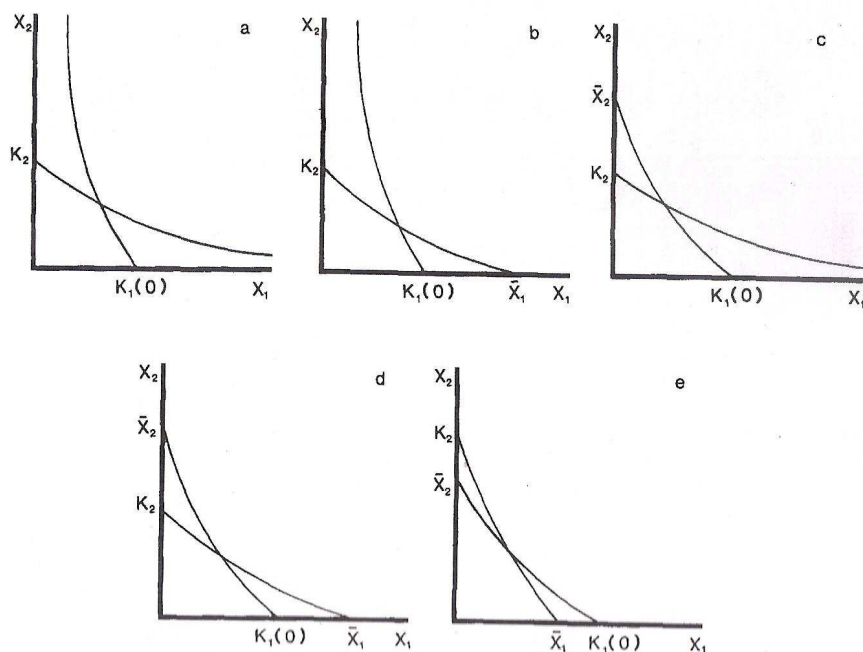
$$(E2\alpha) \quad \exists x_2^{(0)} > 0 \text{ τ.ώ. } \lim_{x_1 \rightarrow \infty} q_2(x_1, x_2^{(0)}) = g_2(x_2^{(0)}),$$

$$(E2\beta) \quad \exists \bar{x}_1 > 0 \text{ τ.ώ. } q_2(\bar{x}_1, 0) = g_2(0).$$

Έτσι, αν ικανοποιείται οποιοσδήποτε από τους παρακάτω συνδυασμούς προϋποθέσεων, μπορούμε να συμπεράνουμε ότι υπάρχει σημείο ισορροπίας $F_5(0, \hat{x}_1, \hat{x}_2)$, με $\hat{x}_1, \hat{x}_2 > 0$.

- (i) (E1α) και (E2α),
- (ii) (E1α), (E2β) και $\bar{x}_1 > K_1(0)$,
- (iii) (E1β), (E2α) και $\bar{x}_2 > K_2$,
- (iv) (E1β), (E2β), $\bar{x}_1 > K_1(0)$ και $\bar{x}_2 > K_2$,
- (v) (E1β), (E2β) και $\bar{x}_1 < K_1(0)$, $\bar{x}_2 < K_2$.

Όλα τα παραπάνω φαίνονται αναλυτικά και στο σχήμα 17 που ακολουθεί.



Σχήμα 17

Ένα ακόμη σημείο ισορροπίας είναι το $F_6(\tilde{u}, \tilde{x}_1, 0)$ στο οποίο έχουμε αναφερθεί και στο προηγούμενο μοντέλο και έχουμε δει ότι υπάρχει υπό συγκεκριμένες βιολογικές προϋποθέσεις. Τέλος, θα ερευνήσουμε ύπαρξη εσωτερικού σημείου ισορροπίας το οποίο αν υπάρχει θα είναι το $F_7(u^*, x_1^*, x_2^*)$. Για να υπάρχει ένα τέτοιο σημείο, θα πρέπει να υπάρχει θετική λύση στο παρακάτω αλγεβρικό σύστημα:

$$\left. \begin{aligned} h(u, x_1) &= 0 \\ g_1(u, x_1) &= q_1(u, x_1, x_2) \\ g_2(x_2) &= q_2(x_1, x_2) \end{aligned} \right\} (9),$$

και επειδή λόγω του ορισμού της συνάρτησης h η πρώτη ισότητα ισχύει όταν μόνο όταν $u = L(x_1)$, το σύστημα (9) μπορεί να συμπυκνωθεί στο ακόλουθο σύστημα:

$$\left. \begin{aligned} g_1(L(x_1), x_1) &= q_1(L(x_1), x_1, x_2) \\ g_2(x_2) &= q_2(x_1, x_2) \end{aligned} \right\} (10).$$

Θεωρούμε την καμπύλη Γ η οποία δίνεται από τη λύση της δεύτερης εξίσωσης του συστήματος (9) στο πρώτο τεταρτημόριο. Το σημείο $(0, K_2)$ ανήκει σε αυτή.

Επίσης, επειδή $\frac{dx_2}{dx_1} = \frac{\frac{\partial q_2}{\partial x_1}}{\frac{dg_2}{dx_2} - \frac{\partial q_2}{\partial x_2}} < 0$, η Γ είναι φθίνουσα. Μπορούμε τώρα να

διακρίνουμε δύο περιπτώσεις για την καμπύλη Γ : α) να είναι της μορφής Γ_1 , δηλαδή μία καμπύλη που φθίνει από το σημείο $(0, K_2)$ έως το $(\bar{x}_1, 0)$, β) να είναι της μορφής Γ_2 , δηλαδή μία καμπύλη που φθίνει από το σημείο $(0, K_2)$ έτσι ώστε $\lim_{x_1 \rightarrow +\infty} \{x_2 \mid (x_1, x_2) \in \Gamma\} > 0$.

Θεωρούμε την καμπύλη Δ η οποία δίνεται από τη λύση της πρώτης εξίσωσης του συστήματος (9) στο πρώτο τεταρτημόριο και διακρίνουμε πάλι δύο περιπτώσεις: α) να είναι της μορφής Δ_1 , δηλαδή να υπάρχει τιμή $\bar{x}_1 > 0$ τ.ώ. $(\bar{x}_1, 0) \in \Delta$, β) να είναι της μορφής Δ_2 , δηλαδή να μην υπάρχει τιμή $\bar{x}_1 > 0$ τ.ώ. $(\bar{x}_1, 0) \in \Delta$.

❖ $\Delta = \Delta_1$. Όπως βλέπουμε και από το σχήμα 18, είναι πιθανές οι ακόλουθες περιπτώσεις:

✓ $\Gamma = \Gamma_1$, $\bar{x}_1 < \bar{x}_1$. Εδώ, οι δύο καμπύλες μπορεί να τέμνονται, μπορεί και όχι. Μία επιπλέον συνθήκη για να εξασφαλίσουμε την τομή τους, είναι να υπάρχει ένα σημείο (x_1, x_2) στην Δ_1 τ.ώ. $x_2 > K_2$ ή $\frac{dx_2}{dx_1} > 0$ στην Δ_1 .

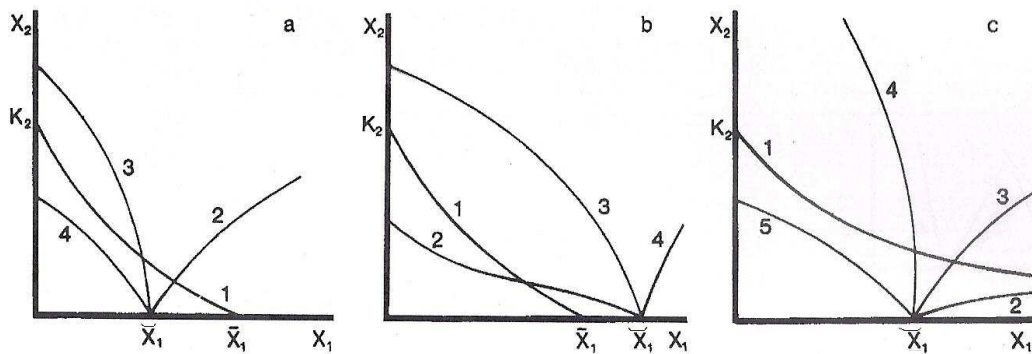
✓ $\Gamma = \Gamma_1$, $\bar{x}_1 \geq \bar{x}_1$. Εδώ, αν $\frac{dx_2}{dx_1} > 0$ στην Δ_1 οι δύο καμπύλες δεν τέμνονται ενώ αν $\frac{dx_2}{dx_1} < 0$ στην Δ_1 μπορεί να τέμνονται, μπορεί και όχι. Μία επιπλέον συνθήκη για να εξασφαλίσουμε την τομή τους, είναι να υπάρχει ένα σημείο (x_1, x_2) στην Δ_1 της μορφής $(0, \bar{x}_2)$ τ.ώ. $\bar{x}_2 < K_2$.

✓ $\Gamma = \Gamma_2$. Και πάλι οι καμπύλες, μπορεί να τέμνονται, μπορεί και όχι.

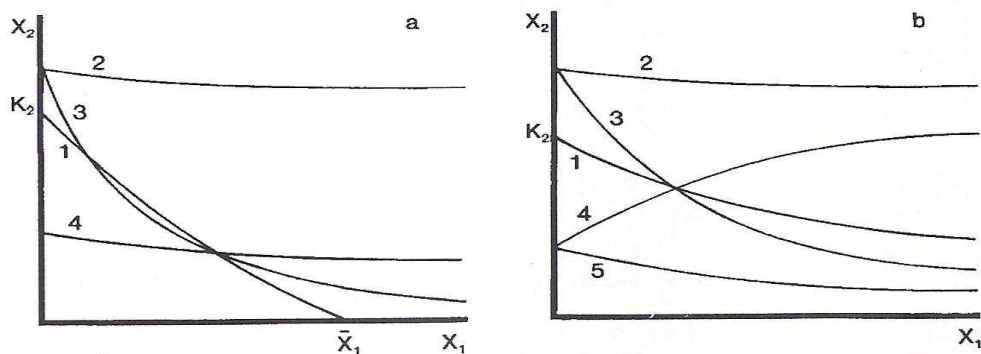
❖ $\Delta = \Delta_2$. Σε αυτή την περίπτωση κάνουμε την επιπλέον παραδοχή ότι $\lim_{x_2 \rightarrow \infty} q_1(u, x_1, x_2) = \infty$. Θεωρώντας τώρα σταθερό το x_1 ορίζουμε τη συνάρτηση $f(x_2) = q_1(L(x_1), x_1, x_2) - g_1(L(x_1), x_1)$. Σε αυτή ισχύει ότι $f(0) = -g_1(L(x_1), x_1) < 0$ και $\lim_{x_2 \rightarrow \infty} f(x_2) = +\infty$. Τότε, υπάρχει μοναδικό $x_2 > 0$ τ.ώ. $f(x_2) = 0$. Έτσι, για σταθερό x_1 έχουμε ένα μοναδικό σημείο που ορίζεται από τη λύση της εξίσωσης $g_1(L(x_1), x_1) = q_1(L(x_1), x_1, x_2)$, δηλαδή η Δ_2 είναι μία καλά ορισμένη καμπύλη, με το x_2 να ορίζεται ως συνάρτηση του x_1 , δηλ. $x_2(x_1)$. Διακρίνουμε τώρα τις ακόλουθες περιπτώσεις (σχήμα 19):

✓ $\Gamma = \Gamma_1$. Αν $x_2(0) < K_2$ οι καμπύλες τέμνονται. Σε διαφορετική περίπτωση, μπορεί να τέμνονται, μπορεί και όχι.

✓ $\Gamma = \Gamma_2$. Οι καμπύλες μπορεί να τέμνονται, μπορεί και όχι.



Σχήμα 18



Σχήμα 19

Η μελέτη της ευστάθειας των σημείων ισορροπίας γίνεται με τον ίδιο τρόπο που εφαρμόσαμε και στο Μοντέλο 1, βρίσκοντας τους πίνακες συντελεστών για κάθε ένα από αυτά, τις ιδιοτιμές και τα χαρακτηριστικά πολυώνυμα. (Ο αναγνώστης μπορεί να βρει τους αναλυτικούς πίνακες και τύπους στο [10], σελ. 31-34.) Έτσι, προκύπτουν τα ακόλουθα:

Το σημείο F_0 είναι ασταθές και στις τρεις διαστάσεις.

Το σημείο F_1 είναι ασταθές στον άξονα u , ευσταθές στον άξονα x_1 και ευσταθές ή ασταθές στον άξονα x_2 ανάλογα με το αν η παράσταση $q_2(K_1(0), 0) - g_2(0)$ είναι θετική ή αρνητική. Σε κάθε περίπτωση, το F_1 είναι σημείο σάγματος.

Το σημείο F_2 είναι ασταθές στον άξονα u , ευσταθές στον άξονα x_2 και ευσταθές ή ασταθές στον άξονα x_1 ανάλογα με το αν η παράσταση $g_1(0, 0) - q_1(0, 0, K_2)$ είναι αρνητική ή θετική. Σε κάθε περίπτωση, το F_2 είναι σημείο σάγματος.

Το σημείο F_3 είναι ευσταθές στον άξονα u , και ασταθές στους άξονες x_1, x_2 . Είναι σημείο σάγματος.

Το σημείο F_4 είναι ευσταθές στους άξονες u, x_2 και ευσταθές ή ασταθές στον άξονα x_1 ανάλογα με το αν η παράσταση $g_1(L(0), 0) - q_1(L(0), 0, K_2)$ είναι αρνητική ή θετική.

Το σημείο F_5 είναι ασταθές στον άξονα u , ενώ στους άξονες x_1, x_2 από όσα γνωρίζουμε για τα ανταγωνιστικά μοντέλα δύο ειδών το σημείο μας είναι είτε ασυμπτωτικά ευσταθές είτε σημείο σάγματος.

Το σημείο F_6 είναι ευσταθές ή ασταθές στον άξονα x_2 ανάλογα με το αν η παράσταση $g_2(0) - q_2(\tilde{x}_1, 0)$ είναι αρνητική ή θετική. Στους άξονες u , x_1 υπό συνθήκες μπορεί να είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, ευσταθές ή σημείο σάγματος.

Το σημείο F_7 είναι ασυμπτωτικά ευσταθές όταν πληροί τις προϋποθέσεις του κριτηρίου Routh – Hurwitz.

Το επόμενο βήμα μας και σε αυτό το μοντέλο είναι να μελετήσουμε το πρόβλημα για ύπαρξη περιοδικών λύσεων. Αυτές οι λύσεις είναι μη τετριμμένες, βρίσκονται στο θετικό όγδοο του τρισδιάστατου άξονα συντεταγμένων και δεν είναι προφανές ότι υπάρχουν. Αρχικά ορίζουμε τα παρακάτω:

$$b_1 = -u^* x_1^* h_u (g_{1x_1} - q_{1x_1})^2 + u^* x_1^{*2} h_{x_1} (g_{1x_1} - q_{1x_1})(g_{1u} - q_{1u}) - x_1^* x_2^* (g_{1x_1} - q_{1x_1}) [(g_{1x_1} - q_{1x_1})(g_{2x_2} - q_{2x_2}) - q_{1x_2} q_{2x_1}],$$

$$b_2 = -u^* x_1^* x_2^* h_u (g_{1x_1} - q_{1x_1})(g_{2x_2} - q_{2x_2}) - [u^* h_u + x_2^* (g_{2x_2} - q_{2x_2})].$$

$$\cdot \left\{ u^* x_1^* h_u (g_{1x_1} - q_{1x_1}) + x_1^* x_2^* [(g_{1x_1} - q_{1x_1})(g_{2x_2} - q_{2x_2}) - q_{1x_2} q_{2x_1}] - u^* x_1^* h_{x_1} (g_{1u} - q_{1u}) \right\} + u^* x_1^* x_2^* \left\{ h_u [(g_{1x_1} - q_{1x_1})(g_{2x_2} - q_{2x_2}) - q_{1x_2} q_{2x_1}] - h_{x_1} (g_{1u} - q_{1u})(g_{2x_2} - q_{2x_2}) \right\},$$

$$b_3 = -[u^* h_u + x_2^* (g_{2x_2} - q_{2x_2})] \cdot [u^* x_2^* (g_{2x_2} - q_{2x_2})],$$

όπου όλες οι συναρτήσεις έχουν υπολογιστεί στο σημείο ισορροπίας (u^*, x_1^*, x_2^*) και επίσης όλοι οι δεύτεροι δείκτες των συναρτήσεων υποδηλώνουν παραγωγή ως προς τη συγκεκριμένη μεταβλητή.

Το επόμενο θεώρημα κάνει χρήση της τεχνικής της διακλάδωσης Hopf .

Θεώρημα 4.6.1

Έστω ότι το σημείο ισορροπίας F_7 υπάρχει. Έστω επίσης $a_1, a_2, a_3 > 0$, όπου a_i οι συντελεστές του χαρακτηριστικού πολυωνύμου $Q_7(\lambda)$. Έστω επίσης η εξίσωση $b_1 a^2 + b_2 a + b_3 = 0$ η οποία υποθέτουμε ότι έχει μία θετική ρίζα a_0 τ.ώ. $2b_1 a_0 + b_2 \neq 0$. Τότε το F_7 διακλαδίζεται σε μικρού εύρους περιοδικές λύσεις καθώς το a περνάει από το a_0 . Αυτές οι περιοδικές λύσεις θα υπάρξουν για $a < a_0$, ή για $a > a_0$, ή για $a = a_0$.

4.7 Μοντέλο 2: Ειδικές περιπτώσεις

Σε αυτό το κεφάλαιο θα μελετήσουμε δύο παραδείγματα του δεύτερου μοντέλου. Στο πρώτο παράδειγμα, δεν θα υπάρχει κόστος ή όφελος στον πρώτο ανταγωνιστή λόγω του τρίτου είδους, εν απουσία ανταγωνισμού. Με το δεύτερο παράδειγμα θα προσπαθήσουμε να επεξηγήσουμε την εμφάνιση της διακλάδωσης Hopf και θα εισαγάγουμε ένα κόστος στον πρώτο ανταγωνιστή λόγω του τρίτου είδους, εν απουσία ανταγωνισμού.

- **Παράδειγμα 1^ο** : θεωρούμε το παρακάτω σύστημα τριών ειδών:

$$\left. \begin{aligned} u' &= \gamma u \left(1 - \frac{u}{L_0 + lx_1} \right) \\ x_1' &= ax_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} \right) - \frac{a\beta x_1 x_2}{1 + mu} \\ x_2' &= \delta x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2} \right) - \eta x_1 x_2 \end{aligned} \right\} (11),$$

Τα σημεία ισορροπίας F_0, \dots, F_6 υπάρχουν όλα έτσι όπως τα έχουμε αναφέρει παραπάνω με μόνη επιπλέον συνθήκη την ακόλουθη:

$$(\eta K_1 - \delta)(\beta K_2 - 1) > 0 \quad (12).$$

Τα \hat{x}_1, \hat{x}_2 ορίζονται ως εξής: $\hat{x}_1 = \frac{\delta K_1 (\beta K_2 - 1)}{\beta \eta K_1 K_2 - \delta}$, $\hat{x}_2 = \frac{K_2 (\eta K_1 - \delta)}{\beta \eta K_1 K_2 - \delta}$. Για το σημείο

ισορροπίας F_7 έχουμε τα επόμενα κριτήρια:

(i) Αν $1 + mL_0 = \beta K_2$ και $K_1 \geq \delta$, το F_7 δεν υπάρχει.

(ii) Αν $1 + mL_0 = \beta K_2$ και $K_1 < \delta$, το F_7 υπάρχει και είναι το

$$(u^*, x_1^*, x_2^*) = \left(L_0 + lx_1^*, K_1 - \frac{(\delta - \eta K_1)\beta K_2}{ml\delta}, \frac{K_2(\delta - \eta x_1^*)}{\delta} \right).$$

(iii) Αν $1 + mL_0 > \beta K_2$, το F_7 υπάρχει και είναι το

$$(u^*, x_1^*, x_2^*) = \left(L_0 + lx_1^*, \frac{\mu \pm [\mu^2 + 4ml\delta^2 K_1 (1 + mL_0 - \beta K_2)]^{1/2}}{2ml\delta}, \frac{K_2(\delta - \eta x_1^*)}{\delta} \right)$$

όπου $\mu = ml\delta K_1 + \beta \eta K_1 K_2 - \delta(1 + mL_0)$.

(iv) Αν $1 + mL_0 < \beta K_2$ και $\mu \leq 0$ το F_7 δεν υπάρχει.

(v) Αν $1 + mL_0 < \beta K_2$ και $\mu > 0$ το F_7 δεν υπάρχει, ή υπάρχει και είναι μοναδικό, ή υπάρχει και παίρνει δύο τιμές ανάλογα με το εάν η παράσταση $\mu^2 + 4ml\delta^2 K_1 (1 + mL_0 - \beta K_2)$ είναι αρνητική, μηδέν ή θετική αντίστοιχα.

Θα μελετήσουμε τώρα τρεις διαφορετικές περιπτώσεις για το σύστημα (11). Στις δύο πρώτες, εν απουσία του τρίτου είδους, ο πρώτος ανταγωνιστής θα δούμε ότι οδηγείται στην εξαφάνιση, ενώ στην τρίτη περίπτωση θα δούμε πως οι δύο ανταγωνιστές θα επιβιώσουν.

Περίπτωση 1^η:

Αν $\beta K_2 > 1$ και $\eta K_1 > \delta$ τότε ικανοποιείται η σχέση (12) και το σημείο ισορροπίας $F_5(0, \hat{x}_1, \hat{x}_2)$ υπάρχει. Θα μελετήσουμε τώρα τις επιπτώσεις που επιφέρει η παράμετρος m η οποία μπορεί να θεωρηθεί ως «δύναμη» που ασκεί το τρίτο είδος u στο x_1 καθώς αυξάνεται, ξεκινώντας από το μηδέν. Τα αποτελέσματα συνοψίζονται στο επόμενο θεώρημα:

Θεώρημα 4.7.1

Έστω ότι ισχύουν οι προϋποθέσεις της πρώτης περίπτωσης. Αν $1 + mL_0 < \beta K_2$ τότε το σημείο $F_4(L(0), 0, K_2)$ υπάρχει και είναι ασυμπτωτικά ευσταθές. Αν $1 + mL_0 > \beta K_2$ τότε το σημείο F_4 είναι ασταθές στον άξονα x_1 και το σημείο $F_6(\tilde{u}, \tilde{x}_1, 0)$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές για τις λύσεις που ξεκινούν στην περιοχή $\{(u, x_1, x_2) \mid u > 0, x_1 > 0, x_2 \geq 0\}$.

Το θεώρημα αυτό δείχνει ότι υπάρχει μία αναστροφή του ανταγωνιστικού αποτελέσματος καθώς η παράμετρος m «περνάει» από την τιμή $\frac{\beta K_2 - 1}{L_0}$. Έτσι, για $0 \leq m < \frac{\beta K_2 - 1}{L_0}$ παρατηρούμε ότι υπάρχει μία περιοχή για την οποία οι λύσεις που ξεκινούν από την x_1 πλευρά τείνουν στο σημείο F_6 ενώ οι λύσεις που ξεκινούν από την x_2 πλευρά τείνουν στο F_4 . Αντιθέτως, για $m > \frac{\beta K_2 - 1}{L_0}$ όλες οι λύσεις τείνουν στο F_4 .

Περίπτωση 2^η:

Αν $\beta K_2 < 1$ και $\eta K_1 < \delta$ τότε και πάλι ικανοποιείται η σχέση (12) και το σημείο ισορροπίας $F_5(0, \hat{x}_1, \hat{x}_2)$ υπάρχει και είναι ευσταθές. Αφού $\beta K_2 < 1$, τότε και $\mu^2 + 4ml\delta^2 K_1(1 + mL_0 - \beta K_2) > 0$ δηλαδή υπάρχει ένα εσωτερικό σημείο ισορροπίας. Από περαιτέρω ανάλυση προκύπτει ότι $x_1^* < K_1 < \frac{\delta}{\eta}$. Θα μελετήσουμε τώρα την ευστάθεια του σημείου αυτού. Για τους συντελεστές του χαρακτηριστικού πολυωνύμου $Q_7(\lambda)$ a_1, a_2, a_3 με χρήση των εξισώσεων του συστήματος (11) αποδεικνύεται ότι:

$$a_1 = \frac{ax_1^*}{K_1} + \frac{\delta x_2^*}{K_2} + \gamma > 0,$$
$$a_3 = \frac{a\gamma x_1^* x_2^*}{K_1 K_2 (1 + mu^*)} \cdot \left\{ \delta m^2 l^2 x_1^{*2} + (1 + mL_0) [2ml\delta x_1^* + \delta(1 + mL_0) - \beta\eta K_1 K_2] - ml\delta K_1 K_2 \right\} > 0$$

αφού,

$$(1 + mL_0) [2ml\delta x_1^* + \delta(1 + mL_0) - \beta\eta K_1 K_2] - ml\delta K_1 K_2 \geq$$
$$\geq (1 + mL_0) [\mu + \delta(1 + mL_0) - \beta\eta K_1 K_2] - ml\delta K_1 K_2 =$$
$$= (1 + mL_0) ml\delta K_1 - ml\delta K_1 K_2 > m^2 l \delta K_1 L_0.$$

Επίσης, με περαιτέρω υπολογισμούς αποδεικνύεται ότι:

$$a_1 a_2 - a_3 = \frac{m^2 l^2 a \gamma x_1^*{}^3}{K_1^2 + (1 + m u^*)^2} (a x_1^* + \gamma K_1) + \frac{a \gamma x_1^*}{\delta K_1 (1 + m u^*)^2} \cdot$$

$$\left\{ \left\{ (1 + m L_0) [2 m l \delta x_1^* + \delta (1 + m L_0)] - m l \beta \delta K_1 K_2 \right\} \left(\frac{a x_1^*}{K_1} + \gamma \right) + \right.$$

$$\left. + m l \beta \eta K_1 K_2 x_1^* \left(\frac{a x_1^*}{K_1} + \frac{\delta x_2^*}{K_2} + \gamma \right) + \beta \delta \eta K_1 x_2^* (1 + m L_0) \right\} > 0.$$

Από τα παραπάνω διαπιστώνουμε ότι το $F_7(u^*, x_1^*, x_2^*)$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές σημείο ισορροπίας για όλες τις τιμές του $m \in \mathbb{R}^+$ και ότι ο ανταγωνισμός των δύο ειδών και η ευσταθής ισορροπία που υπήρχε μεταξύ τους δεν διαταράχθηκε από την παρουσία του τρίτου είδους – συμβιωτή.

Περίπτωση 3^η:

Αν $\beta K_2 > 1$ και $\eta K_1 < \delta$ τότε όπως είναι γνωστό, εν απουσία του τρίτου είδους, το σημείο $F_2(0, 0, K_2)$ είναι ασυμπτωτικά ευσταθές, ενώ αντίθετα τα σημείο F_5 δεν υπάρχει πλέον. Θα μελετήσουμε τώρα κάτω από ποιες συνθήκες υπάρχει το εσωτερικό σημείο ισορροπίας F_7 . Για να γίνει αυτό πρέπει να επιλύσουμε το παρακάτω αλγεβρικό σύστημα εξισώσεων:

$$\left. \begin{aligned} u &= l x_1 + L_0 \\ \beta x_2 - (1 + m u) \left(1 - \frac{x_1}{K_1} \right) &= 0 \\ \delta \left(1 - \frac{x_2}{K_2} \right) - \eta x_1 &= 0 \end{aligned} \right\} (13),$$

το οποίο προέκυψε εξισώνοντας τα δεύτερα μέλη του συστήματος (11) με μηδέν και έχοντας κατά νου ότι $x_1, x_2, u \neq 0$ αφού μελετάμε εσωτερικό σημείο ισορροπίας. Λύνουμε τώρα την πρώτη εξίσωση του συστήματος (13) ως προς u , αντικαθιστούμε στις άλλες δύο και μετά από πράξεις προκύπτει ότι:

$$x_2 = -\frac{\eta K_2 x_1}{\delta} + K_2,$$

$$x_1 = \frac{-m l K_1^{-1} x_1^2 + [m l - (1 + m L_0) K_1^{-1}] x_1 + (1 + m L_0)}{\beta}.$$

Η πρώτη από αυτές τις εξισώσεις αντιστοιχεί σε μία ευθεία c_1 η οποία έχει αρνητική κλίση, ενώ η δεύτερη εξίσωση αντιστοιχεί σε μία παραβολή c_2 η οποία στρέφει τα κοίλα προς τα κάτω. Επίσης, το σημείο $\left(\frac{\delta}{\eta}, \frac{[m l \delta + (1 + m L_0) \eta] (\eta K_1 - \delta)}{\beta \eta K_1} \right)$ ανήκει στην c_2 . Εξ' υποθέσεως,

$\eta K_1 < \delta \Leftrightarrow \eta K_1 - \delta < 0$, η μελέτη μας λοιπόν θα συνεχιστεί λαμβάνοντας τις εξής υποπεριπτώσεις:

(α) $\frac{1+mL_0}{\beta} > K_2$. Από την προηγούμενη ανάλυση (σχήμα 20α) οι δύο καμπύλες

c_1 και c_2 τέμνονται ακριβώς σε ένα σημείο (x_1^*, x_2^*) με $0 < x_1^* < \frac{\delta}{\eta}$ και

$0 < x_2^* < K_2$, δηλαδή το σημείο F_7 υπάρχει και είναι μοναδικό. Επίσης μέσω του κριτηρίου Routh – Hurwitz αποδεικνύεται ότι είναι ασυμπτωτικά ευσταθές.

(β) $\frac{1+mL_0}{\beta} = K_2$. Σε αυτή την περίπτωση παίζει ρόλο η αρχική κλίση της c_1 .

Υπολογίζουμε λοιπόν τα εξής: $\left. \frac{dx_2}{dx_1} \right|_{c_2} = \frac{-2mlK_1^{-1}x_1 + ml - (1+mL_0)K_1^{-1}}{\beta}$ και

ειδικότερα,

$$\left. \frac{dx_2}{dx_1} \right|_{c_2} = \frac{ml - (1+mL_0)K_1^{-1}}{\beta} \stackrel{\frac{1+mL_0}{\beta} = K_2}{\Leftrightarrow} \left. \frac{dx_2}{dx_1} \right|_{c_2} = \frac{ml}{\beta} - \frac{K_2}{K_1} \quad (14).$$

Αυτό συνεπάγεται ότι: (β1) αν $\frac{ml}{\beta} - \frac{K_2}{K_1} > -\frac{\eta K_2}{\delta}$ υπάρχει μοναδικό σημείο

ισορροπίας F_7 το οποίο είναι ασυμπτωτικά ευσταθές ή (β2) αν $\frac{ml}{\beta} - \frac{K_2}{K_1} \leq -\frac{\eta K_2}{\delta}$

και τότε το F_7 δεν υπάρχει (σχήμα 20 β, γ).

(γ) $\frac{1+mL_0}{\beta} < K_2$. Σε αυτή την περίπτωση παίζει ρόλο η σχέση $\frac{dx_2(0)}{dx_1}$ όπως

δίνεται από την (14) και το αν η τιμή της είναι μεγαλύτερη ή μικρότερη από την κλίση της c_1 . Αυτό συνεπάγεται δύο υποπεριπτώσεις: (γ1) αν

$\frac{ml - (1+mL_0)K_1^{-1}}{\beta} \leq -\frac{\eta K_2}{\delta}$ το σημείο F_7 δεν υπάρχει (σχήμα 20 δ), ή (γ2) αν

$\frac{ml - (1+mL_0)K_1^{-1}}{\beta} > -\frac{\eta K_2}{\delta}$ τότε το σημείο F_7 μπορεί να υπάρχει, μπορεί και όχι.

Για το λόγο αυτό θα υπολογίσουμε την τιμή x_1^+ , όπου $\left. \frac{dx_2}{dx_1} \right|_{c_2}(x_1^+) = -\frac{\eta K_2}{\delta}$.

Από υπολογισμούς προκύπτει ότι $x_1^+ = \left(ml - \frac{1+mL_0}{K_1} + \frac{\beta\eta K_2}{\delta} \right) \frac{K_1}{2ml}$. Θέλουμε

επίσης να υπολογίσουμε την τιμή y^+ η οποία ορίζεται ως $y^+ = x_2(x_1^+) \Big|_{c_2} - x_2(x_1^+) \Big|_{c_1}$. Απαιτούμε $y^+ \geq 0$. Μετά από υπολογισμούς προκύπτει

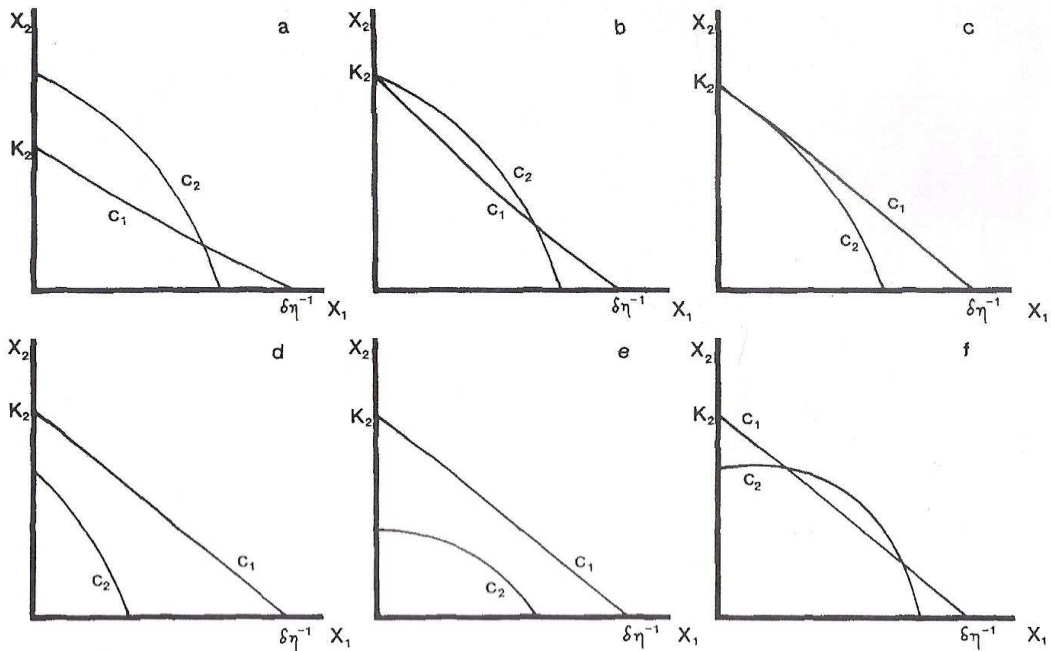
ότι $y^+ = \left[\left(l + \frac{L_0}{K_1} \right) m + \left(\frac{1}{K_1} - \frac{\beta\eta K_2}{\delta} \right) \right]^2 - 4l\beta K_2 \left(\frac{1}{K_1} - \frac{\eta}{\delta} \right)$. Από αυτό προκύπτουν

επίσης δύο υποπεριπτώσεις:

(γ2i) αν $m < \left(l + \frac{L_0}{K_1} \right) \left[2\sqrt{l\beta K_2 \left(\frac{\eta}{\delta} - \frac{1}{K_1} \right)} - \left(\frac{1}{K_1} - \frac{\beta\eta K_2}{\delta} \right) \right]$ τότε το F_7 δεν

υπάρχει, ενώ αν (γ2ii) $m \geq \left(l + \frac{L_0}{K_1} \right) \left[2\sqrt{l\beta K_2 \left(\frac{\eta}{\delta} - \frac{1}{K_1} \right)} - \left(\frac{1}{K_1} - \frac{\beta\eta K_2}{\delta} \right) \right]$ το F_7

υπάρχει. Ειδικότερα, αν ισχύει η ισότητα, τότε το F_7 είναι μοναδικό, αλλιώς υπάρχουν δύο εσωτερικά σημεία ισορροπίας, ένα ευσταθές και ένα ασταθές (σχήμα 20 ε, ζ).



Σχήμα 20

- **Παράδειγμα 2^ο** : θεωρούμε το παρακάτω σύστημα τριών ειδών:

$$\left. \begin{aligned} u' &= \gamma u \left(1 - \frac{u}{L} + \theta x_1 \right) \\ x_1' &= a x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} - \frac{\xi u}{a + x_1} \right) - \frac{a\beta x_1 x_2}{1 + mu} \\ x_2' &= \delta x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2} \right) - \eta x_1 x_2 \end{aligned} \right\} (15).$$

Όλες τις σταθερές σε αυτό το σύστημα τις θεωρούμε θετικές. Σκοπός μας σε αυτό το παράδειγμα είναι να μελετήσουμε την ύπαρξη περιοδικών λύσεων. Παρατηρούμε ότι εν απουσία του είδους x_2 υπάρχει κόστος για το είδος x_1 . Ειδικότερα, για τις τιμές των παραμέτρων $\gamma = K_1 = \beta = \eta = \theta = a = \xi = 1$, $K_2 = \delta = L = \frac{1}{2}$ και $m = 22$ παρατηρούμε ότι όταν το είδος x_2 απουσιάζει, το είδος x_1 οδηγείται πάντα στην εξαφάνιση. Ωστόσο, για τις ακόλουθες τιμές:

$u^* = \frac{3}{4}$, $x_1^* = \frac{1}{2}$, $x_2^* = \frac{3}{2}$, $b_1 = -\frac{11}{280}$, $b_2 = \frac{20857}{19600}$, $b_3 = \frac{27}{4}$ έχουμε την τιμή διακλάδωσης $a_0 = 32.39$ και οδηγούμαστε σε μικρού πλάτους περιοδικές λύσεις.

4.8 Επίλογος - Σχόλια

Στο κεφάλαιο 4 μελετήσαμε συστήματα συμβίωσης τριών ειδών στα οποία ο ρυθμός ανάπτυξης του ενός είδους ήταν πολύ διαφορετικός από το ρυθμό ανάπτυξης των άλλων δύο. Ωστόσο, αυτό το φαινόμενο δε συμβαίνει πάντα ανάμεσα σε συστήματα συμβίωσης τριών ειδών. Τα συστήματα στα οποία οι ρυθμοί ανάπτυξης είναι παρόμοιοι και για τα τρία είδη υπάγονται στη μελέτη συστημάτων τριών ειδών του κεφαλαίου 2.

Από την ανάλυση του πρώτου μοντέλου (θηρευτής – θήραμα συμβιωτής – τρίτο είδος) προέκυψαν τρία γενικά αποτελέσματα. Πρώτον, για βιολογικούς λόγους, οι λύσεις των εξισώσεων πρέπει να είναι φραγμένες. Δεύτερον, εν απουσία του τρίτου είδους, ο θηρευτής και το θήραμα συμβιώνουν, και εν απουσία θηρευτή, το θήραμα και το τρίτο είδος συμβιώνουν. Είναι επίσης πιθανό το τρίτο είδος να οδηγήσει το θήραμα σε εξαφάνιση. Στο σύστημα δύο ειδών θηρευτή – θηράματος μπορεί να υπάρξει ένα ολικά ευσταθές σημείο ισορροπίας αλλά η εισαγωγή σε αυτό ενός τρίτου είδους μπορεί να οδηγήσει το αρχικό σύστημα σε εξαφάνιση. Τρίτον, σε αυτό το κεφάλαιο δόθηκαν οι απαραίτητες συνθήκες για τη συμβίωση των τριών ειδών. Τα σημεία ισορροπίας μπορούν να είναι ευσταθή ή ασταθή ή επίσης να υπάρχουν μικρού πλάτους περιοδικές λύσεις.

Από την ανάλυση του δεύτερου μοντέλου (δύο είδη σε ανταγωνισμό και τρίτο είδος που συμβιώνει με το πρώτο από αυτά) προέκυψαν τα ακόλουθα γενικά αποτελέσματα. Πρώτον, η συμβίωση μπορεί να επηρεάσει άμεσα το αποτέλεσμα της συμβίωσης των δύο ειδών x_1 και x_2 . Από τη μία μπορεί να τους επιτρέψει να συνυπάρξουν, ενώ από την άλλη αν υπάρχουν δύο σημεία ισορροπίας, ένα ευσταθές και ένα ασταθές, η συνύπαρξη ή όχι θα εξαρτηθεί από τις αρχικές συνθήκες. Πρέπει επίσης να σημειωθεί ότι η μελέτη συμβίωσης μπορεί να γίνει είτε για αναγκαστική είτε για προαιρετική συμβίωση. Δεύτερον, και εδώ υπάρχουν μικρού πλάτους περιοδικές λύσεις

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

Α) Εφαρμογή της μεθόδου ελαχίστων τετραγώνων στην κατασκευή λογιστικών καμπύλων

Πηγή μας σε αυτό το κεφάλαιο αποτελεί το σύγγραμμα [9].

Στόχος μας εδώ είναι να περιγράψουμε τον τρόπο με τον οποίο έγινε η επεξεργασία των δεδομένων στο παράδειγμα 4 της παραγράφου 2.5 έτσι ώστε να εξαχθούν οι λογιστικές καμπύλες που παρουσιάζονται στο σχήμα 5. Το μαθηματικό πακέτο που μπορεί να μας βοηθήσει σε αυτή την κατασκευή είναι το Matlab. Εδώ θα σκιαγραφήσουμε τις κινήσεις που πρόκειται να γίνουν. Ορίζουμε ως $a(t)$ τον πληθυσμό της *P.aurelia* και ως $c(t)$ τον πληθυσμό της *P.caudatum*. Κάθε είδος ξεχωριστά ακολουθεί λογιστική εξίσωση με τύπο:

$$\frac{da}{dt} = r_1 a \left(1 - \frac{a}{K_1} \right) \Leftrightarrow a(t) = \frac{K_1}{1 + C_1 e^{-r_1 t}} \quad (1),$$

$$\frac{dc}{dt} = r_2 c \left(1 - \frac{c}{K_2} \right) \Leftrightarrow c(t) = \frac{K_2}{1 + C_2 e^{-r_2 t}} \quad (1'),$$

όπου K_1, K_2 είναι οι φέρουσες ικανότητες του συστήματος για κάθε ένα από τα δύο είδη, r_1, r_2 είναι θετικές παράμετροι και C_1, C_2 είναι σταθερές που σχετίζονται με το πρόβλημα. Από τις (1) και (1') έχουμε:

$$a'(t) = \frac{K_1 r_1 e^{-r_1(t-t_0)}}{\left(1 + e^{-r_1(t-t_0)} \right)^2} \quad (2),$$

$$c'(t) = \frac{K_2 r_2 e^{-r_2(t-t_0)}}{\left(1 + e^{-r_2(t-t_0)} \right)^2} \quad (2'),$$

όπως και:

$$a''(t) = \frac{C_1 K_1 r_1^2 (C_1 - e^{r_1 t})}{(C_1 + e^{r_1 t})^3} \quad (3),$$

$$c''(t) = \frac{C_2 K_2 r_2^2 (C_2 - e^{r_2 t})}{(C_2 + e^{r_2 t})^3} \quad (3').$$

Η (3) και (3') μηδενίζονται αντίστοιχα για $C_1 = e^{r_1 t_0}$ και $C_2 = e^{r_2 t_0}$, και αντικαθιστώντας τα στις (1) και (1') προκύπτουν οι εξισώσεις:

$$a(t) = \frac{K_1}{1 + e^{-r_1(t-t_0)}} \quad (4),$$

$$c(t) = \frac{K_2}{1 + e^{-r_2(t-t_0)}} \quad (4').$$

Η μέθοδος που θα χρησιμοποιήσουμε για να ταιριάξουμε μία λογιστική καμπύλη σαν την (4) και (4') στα δεδομένα μας (t_i, a_i) και (t_i, c_i) , $i = 1, 2, \dots, n$ είναι η

Μέθοδος Ελαχίστων Τετραγώνων. Το πρόβλημα έγγυται στο να ελαχιστοποιήσουμε το σφάλμα:

$$e_1 = \sum_{i=1}^n (a(t_i) - a_i)^2 \quad (5),$$

$$e_2 = \sum_{i=1}^n (c(t_i) - c_i)^2 \quad (5'),$$

αντίστοιχα, για τα διάφορα K_1, K_2, r_1, r_2, t_0 . Αρχικά τοποθετούμε σε άξονες τα δεδομένα που έχουμε και ύστερα γράφουμε μία πιθανή (πρόχειρη) καμπύλη, σε σχήμα S αφού πρόκειται για λογιστική εξίσωση, η οποία περνά από κάποια από τα δεδομένα μας και τα σημεία της είναι $(t_i, a(t_i))$ και $(t_i, c(t_i))$ αντίστοιχα.

Παρατηρούμε ότι τα σημεία της καμπύλης και τα σημεία που σχεδιάσαμε από τα δεδομένα μας έχουν ίδιες τετμημένες αλλά διαφορετικές τεταγμένες. Αυτή ακριβώς η διαφορά $a(t_i) - a_i$ και $c(t_i) - c_i$ αποτελεί το σφάλμα μας. Όμως μερικά σημεία πέφτουν πάνω από την καμπύλη ενώ κάποια άλλα κάτω από αυτή, δηλαδή το σφάλμα γίνεται άλλοτε θετικό και άλλοτε αρνητικό. Για αυτό το λόγο το υψώνουμε στο τετράγωνο. Έτσι προέκυψαν οι σχέσεις (5) και (5') και σκοπός μας είναι να τις ελαχιστοποιήσουμε. Η δυσκολία στο να λυθεί το πρόβλημα με τη μέθοδο ελαχίστων τετραγώνων έγγυται στο γεγονός ότι οι (4) και (4') είναι μη γραμμικές. Υπάρχουν, όπως αναφέραμε, πέντε παράμετροι οι οποίες πρέπει με κάποιο τρόπο να εκτιμηθούν και να δοθεί μία πρώτη τιμή για αυτές έτσι ώστε στη συνέχεια η μέθοδος ελαχίστων τετραγώνων να λειτουργήσει και να λάβουμε τα βέλτιστα αποτελέσματα.

Αρχικά θα προσπαθήσουμε να κάνουμε απαλοιφή της μίας εκ των παραμέτρων r_1, r_2, r_3 . Ξαναγράφουμε τις εξισώσεις (1) και (1') στη μορφή:

$$a(t) = K_1 h_1(t) \quad \text{όπου} \quad h_1 = \frac{1}{1 + e^{-r_1(t-t_0)}} \quad (6),$$

$$c(t) = K_2 h_2(t) \quad \text{όπου} \quad h_2 = \frac{1}{1 + e^{-r_2(t-t_0)}} \quad (6').$$

Επίσης, παρατηρούμε ότι $0 \leq t_0 \leq 16$. Παίρνοντας τις πρώτες παραγώγους στο t_0 και λύνοντας ως προς r_1, r_2 έχουμε τα ακόλουθα:

$$a'(t_0) = \frac{K_1 r_1}{4} \Leftrightarrow r_1 = \frac{4a'(t_0)}{K_1} \quad (7),$$

$$c'(t_0) = \frac{K_2 r_2}{4} \Leftrightarrow r_2 = \frac{4c'(t_0)}{K_2} \quad (7').$$

Παρατηρώντας τώρα το πρόχειρο σχήμα, βλέπουμε ότι το σημείο κλίσης βρίσκεται περίπου στο $t_0 = 4$. Μπορούμε λοιπόν να πάρουμε μία καλή εκτίμηση για την κλίση στο t_0 (που είναι τα $a'(t_0)$ και $c'(t_0)$ αντίστοιχα) υπολογίζοντας την κλίση από τα δύο σημεία που βρίσκονται το ένα πριν και το άλλο μετά το $t_0 = 4$, δηλαδή:

$$a'(t_0) \approx \frac{210 - 92}{5 - 3} = \frac{118}{2} = 59 \quad \text{και} \quad c'(t_0) \approx \frac{52 - 16}{5 - 3} = \frac{36}{2} = 18. \quad \text{Αντικαθιστώντας τώρα}$$

στις (7) και (7') έχουμε ότι: $r_1 = \frac{4 \cdot 59}{270} = 0.874$ και $r_2 = \frac{4 \cdot 18}{70} = 1.028$. (Στις παραπάνω εξισώσεις θέσαμε $K_1 = 270$ και $K_2 = 70$ γιατί όπως ήδη αναφέραμε τα

K_1, K_2 αντιπροσωπεύουν τη φέρουσα ικανότητα του συστήματος για κάθε είδος ξεχωριστά και οι τιμές που δώσαμε σε αυτές ήταν οι μέγιστες που βρέθηκαν στο πείραμά μας, άρα και καταλληλότερες για μία εκτίμηση της φέρουσας ικανότητας.) Αφού λοιπόν βρήκαμε μία προσεγγιστική τιμή για τα r_1, r_2 εκτιμούμε ότι οι τιμές τους θα κυμαίνονται σε ένα διάστημα γύρω από την τιμή αυτή. Αν η εκτίμηση που θα κάνουμε αποδειχθεί ανεπαρκής από τη διαδικασία προσέγγισης, προσαρμόζουμε ξανά τις τιμές και επαναλαμβάνουμε τη διαδικασία. Έστω λοιπόν $0.5 < r_1 < 1.1$ και $0.7 < r_2 < 1.3$. Με τη βοήθεια του Matlab χωρίζουμε τα διαστήματα των r_1, r_2 και t_0 σε 40 διαδοχικά μικρότερα διαστήματα ίσου πλάτους. Έτσι δημιουργούνται δύο πίνακες τιμών 40×40 και με τη βοήθεια των τύπων (6), (6'), (5), (5') κάνουμε εκτίμηση του σφάλματος e_1, e_2 για κάθε στοιχείο του πίνακα. Έχοντας τώρα υπολογίσει τα σφάλματα σε κάθε σημείο, μπορούμε να τα παραστήσουμε γραφικά. Στις δύο καμπύλες που θα προκύψουν, τα χαμηλότερα σημεία τους είναι τα δύο ελάχιστα σφάλματα που ζητάμε και άρα η λύσεις της μεθόδου ελαχίστων τετραγώνων. Αυτά τα ελάχιστα σφάλματα αντιστοιχούν σε συγκεκριμένες τιμές για τα r_1, r_2, t_0 οι οποίες πλέον θεωρούνται γνωστές.

Με τη βοήθεια των τιμών που μόλις προσδιορίσαμε, μπορούμε να πάμε να υπολογίσουμε και τις δύο τελευταίες παραμέτρους που μας απέμειναν, που είναι οι K_1, K_2 . Αφού και τις φέρουσες ικανότητες τις θέλουμε ελάχιστες, ο υπολογισμός τους θα γίνει μέσω των τύπων:

$$\frac{\partial e_1}{\partial K_1} = 0 \quad (8),$$

$$\frac{\partial e_2}{\partial K_2} = 0 \quad (8').$$

Έχοντας τώρα προσδιορίσει και τις πέντε παραμέτρους που ελαχιστοποιούν το πρόβλημά μας μπορούμε να πάμε και να σχεδιάσουμε με τη βοήθεια του Matlab επιτυχώς τις S καμπύλες που ταιριάζουν καλύτερα στα δεδομένα μας και αποτελούν την καλύτερη δυνατή αναπαράσταση βάσει των δεδομένων μας.

B) Συνθήκη επιβίωσης και ομοιόμορφης επιβίωσης πληθυσμιακών μοντέλων πολλών ειδών

Πηγές μας σε αυτό το κεφάλαιο αποτελούν τα συγγράμματα [6], [7], [8].

Μία βασική και σημαντική οικολογική ερώτηση που συνδέεται με τη μαθηματική μελέτη πληθυσμιακών μοντέλων είναι η σε βάθος χρόνου συνύπαρξη των εμπλεκομένων πληθυσμών. Μαθηματικά αυτό είναι ισοδύναμο με τον όρο «**συνθήκη επιβίωσης**» (**persistence**) του πληθυσμού. Θα ξεκινήσουμε τη μελέτη μας με ένα παράδειγμα από τη φύση το οποίο θα μας βοηθήσει να καταλάβουμε διαισθητικά την έννοια της επιβίωσης. Πρόκειται για ένα μοντέλο θηρευτή – θηράματος ανάμεσα σε ένα είδος ζουφίων και ένα είδος φυτού:

Ένας κλασικός βιολογικός έλεγχος στοχεύει σε ένα μόνιμο έλεγχο των επιβλαβών φυτών που φύονται σε μία περιοχή, εισάγοντας και εγκαθιστώντας φυσικούς εχθρούς από τις γεωγραφικές τους ρίζες. Ο μόνιμος έλεγχος απαιτεί ο πληθυσμός των εισαγόμενων εχθρών να παραμένει σταθερός αλλά και να μπορεί να ανταποκρίνεται σε πιθανές αυξήσεις των φυτών, αποτρέποντας έτσι την περεταίρω εξάπλωσή τους.

Η επιβίωση ενός υπό μελέτη πληθυσμού μέσα σε ένα μοντέλο, αποτελεί ποιοτική ιδιότητα του μοντέλου αυτού. Έστω η εξίσωση $x(t) = \{x_i(t)\}_{i=1}^n$ που αντιπροσωπεύει τους n πληθυσμούς που υπάρχουν σε μία περιοχή, τη χρονική στιγμή t . Ομοιόμορφη επιβίωση του πληθυσμού $x_j(t)$ σημαίνει ότι για αρκετά μεγάλο t , το $x_j(t)$ παραμένει μακριά από το μηδέν, σε μία συγκεκριμένη απόσταση, δεδομένου ότι σε μία προηγούμενη στιγμή t_0 όλες οι συνιστώσες ήταν θετικές. Η λέξη «ομοιόμορφη» καταδεικνύει ότι αυτή η συγκεκριμένη απόσταση από το μηδέν δεν εξαρτάται από την αρχική τιμή $x(t_0) = x_0$. Πιο συγκεκριμένα, ομοιόμορφη επιβίωση για το x_j έχουμε όταν υπάρχει μία θετική σταθερά m έτσι ώστε αν $x_i(t_0) > 0$ για όλα τα i και για κάποιο t_0 , να ισχύει ότι:

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x_j(t) \geq m \quad (1).$$

Αν επιπλέον για κάποιο σταθερό αριθμό M ισχύει ότι:

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \|x(t)\| \leq M \quad (2),$$

τότε λέμε ότι για το σύστημα πληθυσμών που μελετάμε έχουμε μόνιμη επιβίωση. Για μοντέλα πληθυσμών που βρίσκονται στην τροφική αλυσίδα έχει διατυπωθεί το παρακάτω **κριτήριο για (ασθενή) επιβίωση**:

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} x_j(t) > 0 \quad (3),$$

όπου $x_j(t_0) > 0 \quad \forall i$ και για κάποιο t_0 . Αποδεικνύεται ότι αυτή η προσέγγιση μπορεί να οδηγήσει σε ομοιόμορφη επιβίωση και μονιμότητα. Πιο αναλυτικά, έστω οι εξισώσεις Kolmogorov n -ειδών:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i f_i(x), \quad i = 1, \dots, n \quad (4),$$

για το οποίο ισχύει η (2). Θεωρούμε ότι $f_i \in C^1$ στο $\bar{\mathbb{R}}_+^n$ δηλαδή οι συναρτήσεις f_i είναι συνεχώς διαφορίσιμες στο κλείσιμο του \mathbb{R}_+^n , $\mathbb{R}_+^n = \{x \in \mathbb{R}^n : x_i > 0, \forall i = 1, \dots, n\}$ το οποίο αντιπροσωπεύει την εφικτή περιοχή λύσεων για τις εξισώσεις (4) και είναι αμετάβλητο. Ορίζουμε επίσης μία περιοχή $H_i = \{x \in \bar{\mathbb{R}}_+^n : x_i = 0\}$ η οποία είναι και αυτή αμετάβλητη. Παρατηρούμε ότι η ιδιότητα του \mathbb{R}_+^n να μη μεταβάλλεται αποτρέπει τις λύσεις $x(t)$ από το να φθάσουν στο σύνορο H_i σε πεπερασμένο χρόνο. Έστω ακόμη ένα σύνολο $B \subseteq \bar{\mathbb{R}}_+^n$ τέτοιο ώστε για αρκετά μεγάλα χρόνο T να έχουμε ότι $x(t) \in B \quad \forall t \geq T$. Το σύνολο αυτό είναι εξοπλισμένο με την ιδιότητα $x \in B \Rightarrow ax \in B$, $0 \leq a < 1$. Ορίζουμε τώρα τις παρακάτω σταθερές: $M_i = \sup_{x \in B} x_i$,

$m_{ij} = \inf_{x \in B} \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x)$, $M_{ij} = \sup_{x \in B} \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x)$ και $a_i = f_i(0)$. Τέλος ορίζουμε το σύνολο Q των δεικτών τέτοιο ώστε:

$$Q \subseteq \left\{ i : \exists j \text{ με } \frac{\partial f_j}{\partial x_i}(x) > 0, \forall x \in B \right\} \quad (5),$$

μία επιλογή θετικών αριθμών r_j , $j = 1, \dots, n$ τέτοια ώστε $\sum_{j=1}^n r_j m_{ij} \geq 0, \forall i \in Q$ και τέλος μία παράμετρο μ έτσι ώστε:

$$\mu = \sum_{i=1}^n r_i a_i - \sum_{i \in Q^c} M_i \sum_{j=1}^n r_j \quad (6).$$

(Η παράμετρος μ εκτιμά τον σταθμισμένο ρυθμό ανάπτυξης του συνολικού πληθυσμού.) Μπορούμε λοιπόν τώρα να καταλήξουμε στο επόμενο θεώρημα το οποίο θέτει τις προϋποθέσεις για την επιβίωση και την ομοιόμορφη επιβίωση ενός πληθυσμού.

Θεώρημα 1

Έστω το σύστημα εξισώσεων (4) για το οποίο ισχύει η σχέση (2) και έστω B το αντίστοιχο συμπαγές σύνολο. Έστω επίσης οι σταθερές a_i, M_i, m_{ij}, M_{ij} όπως έχουν οριστεί παραπάνω. Για κάποια επιλογή Q και $r_j, j = 1, \dots, n$ που να ικανοποιεί την (5) και μ ως έχει οριστεί στην (6), θετικό, αποδεικνύεται ότι ισχύει η ομοιόμορφη επιβίωση του πληθυσμού και η μονιμότητά του.

Βιβλιογραφία

- [1] Fred Brauer, Carlos Castillo – Chávez, *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, Springer, New York, 2001.
- [2] Νίκος Σταυρακάκης, *Συνήθεις Διαφορικές Εξισώσεις : Γραμμική και Μη Γραμμική Θεωρία με Εφαρμογές από τη Φύση και τη Ζωή*, Εκδόσεις Παπασωτηρίου, Αθήνα 1997.
- [3] Γ. Ν. Παντελίδης, Δ. Χ. Κραββαρίτης, Ν. Σ. Χατζησάββας, *Συνήθεις Διαφορικές Εξισώσεις*, Εκδόσεις Ζήτη, Αθήνα 1990.
- [4] William E. Boyce, Richard C. Driprima, *Στοιχειώδεις Διαφορικές Εξισώσεις και Προβλήματα Συνοριακών Τιμών*, Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Ε.Μ.Π., Αθήνα 1999.
- [5] Internet: wikipedia , <http://www.wikipedia.org/>
- [6] Rachid Hanna, Alexis Onzo, Robert Lingeman, J. Steve Yaninek, Maurice W. Sabelis, *Seasonal cycles and persistence in an acarine predator – prey system on cassava in Africa*, The Society of Population Ecology and Springer – Verlag, Tokyo 2005.
- [7] Yang Kuang, Baorong Tang, *Uniform persistence in nonautonomous delay differential Kolmogorov – type population models*, Rocky Mountain Mathematics Consortium 1994.
- [8] Thomas C. Gard, *Uniform Persistence in Multispecies Population Models*, Elsevier Science Publishing Co. 1987.
- [9] David Arnold, *Fitting a Logistic Curve to Data*, February 24, 2002.
- [10] Bindhyachal Rai, H. I. Freedman, John F. Addicott, *Analysis of Tree Species Models of Mutualism in Predator – Prey and Competitive Systems*, Elsevier Science Publishing, 1983.
- [11] Ν. Καδιανάκης, Σ. Καρανάσιος, *Γραμμική Άλγεβρα Αναλυτική Γεωμετρία και Εφαρμογές*, Αθήνα 2002.
- [12] Frank R. Giordano, Maurice D. Weir, William P. Fox, *A first course in Mathematical Modeling*, Brooks/Cole – Thomson, 2003.
- [13] Johannes Muller, *Mathematical Models in Biology*.
- [14] Glenn Ledder, *Mathematical Modeling in Biology, incorporating mathematical biology in lower – level mathematical courses*.
- [15] L. V. Idels, A. Khokhlov, *Nonautonomous Food – Limited Fishery Model With Adaptive Harvesting*.
- [16] D. Purohit, K. S. Chaudhuri, *Nonselective Harvesting of Two Competing Fish species: A Dynamic Reaction Model*, International Journal of Computational and applied Mathematics, 2007.

Σημείωση: Τα σχήματα του κεφαλαίου 1 προέρχονται από το [2], του κεφαλαίου 2 προέρχονται από το [1] εκτός από το Σχήμα 3 που προέρχεται από το [5], του κεφαλαίου 3 προέρχονται από το [1] και του κεφαλαίου 4 από το [10].

Ευρετήριο

- αναλλοίωτο σύνολο, 16
αποκοπή
 ακαριαία, 41
 διακοπτόμενη, 39
 σταθερής απόδοσης, 34, 35, 36, 37
 συναρτήσσει του πληθυσμού, 34, 35, 36, 42
 τμήματος πληθυσμού, 34, 35, 36, 39, 41
αριθμητική ανταπόκριση του θηρευτή, 25
αρχή βελτιστοποίησης του Pontryagin, 40
αρχή του ανταγωνιστικού αποκλεισμού, 22
άστρο, 8
γραμμικοποίηση, 11, 14
δείκτης, 17
διαδρομή, 6
διανυσματικό πεδίο, 5, 17
εικόνα, 6
έλεγχος
 bang – bang, 40
 αποδεκτός, 39
 βέλτιστος, 39
 υστέρησης, 40
ενυδρείο, 18, 26
επιβίωση
 συνθήκη, 27, 32, 39, 40
εστία, 8, 14, 15
ευστάθεια, 5, 6
 κατά Liapunov, 6
θετική ημι-τροχιά, 15
θεώρημα
 Kolmogorov, 28
 Poincaré - Bendixson, 16
 καμπύλη Jordan, 16
κέντρο, 7, 8, 14, 15
κόμβος, 8, 14, 15, 20, 21, 22, 24, 29, 38
κριτήριο
 Bendixson, 17
 Dulac, 17
 Routh - Hurwitz, 31
λειτουργική ανταπόκριση του θηρευτή, 25, 33
μοντέλο
 Kolmogorov, 27, 28, 29, 30, 31, 36, 37
 Lotka –Volterra, 10, 11
 Rosenzweig - MacArthur, 25
μοντέλο πληθυσμών
 θηρευτή – θηράματος, 13, 17, 23, 36
 σε αλληλεξάρτηση, 13
 σε ανταγωνισμό, 13
νόθος κόμβος, 8
ολοκληρωτική καμπύλη, 6
οριακό σύνολο, 15
οριακός κύκλος, 16
παρασιτισμός, 29
περιοδικές λύσεις, 15
περιοδική λύση, 6, 15
πίνακας συντελεστών, 6, 12, 14, 15, 18, 20, 22, 24, 25, 29, 30, 38
ρυθμός ανάπτυξης
 μη γραμμικός, 25
ρυθμός αύξησης
 γραμμικός, 20, 35
σημείο
 ισορροπίας, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 32, 33, 35, 36, 37, 38, 42, 43
 κρίσιμο, 6, 14
 σάγματος, 8, 14, 15, 18, 21, 29, 38
 σπειροειδές, 8, 24, 38
 στάσιμο, 6
σημείο ισορροπίας
 ασταθές, 6, 7, 8, 14, 18, 30, 32, 37, 38, 41
 ασυμπτωτικά ευσταθές, 6, 8, 13, 14, 15, 16, 18, 20, 21, 22, 24, 25, 27, 29, 30, 32, 38
 ευσταθές, 6, 7, 8, 13, 14, 18, 24, 25, 27, 28, 30, 32, 37, 38
σοδειά, 39, 42
 μέγιστη επιτρεπόμενη, 42
συμβίωση
 αναγκαστική, 29
 προαιρετική, 28, 29
συνθήκη επιβίωσης, 32
σύστημα
 αυτόνομο, 5, 11, 17
 μη γραμμικό, 15
 σε ανταγωνισμό, 20, 22, 31, 34

τροχιά., 6, 16
φέρουσα ικανότητα, 21

χαρακτηριστικό πολυώνυμο, 7, 14, 20,
31
χώρος φάσεων, 6

